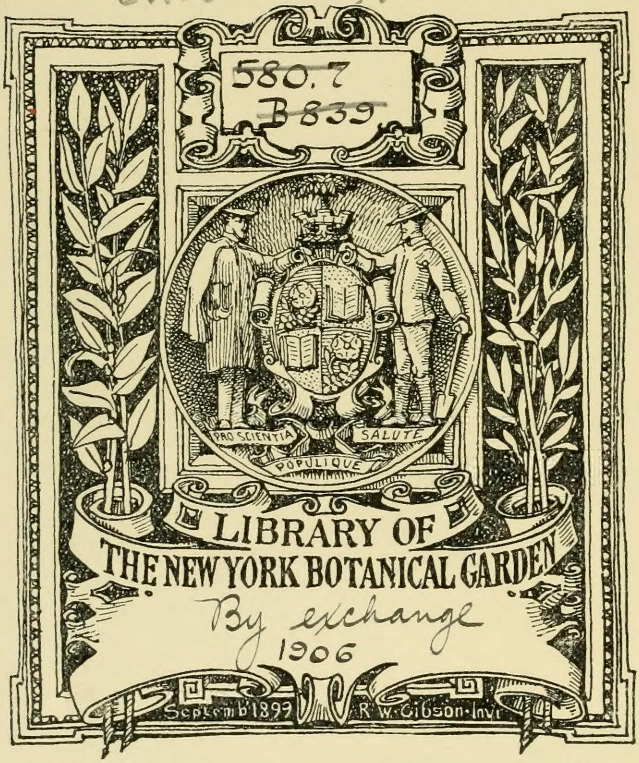
SHOUT
SHARE
IT

XR .E255 Tome 6



~~580.7~~
~~B839~~

PRO SCIENTIA SALUTE POPULIQUE

LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN

By exchange
1906

Septemb 1899 R. W. Gibson. Invt

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE LÉO ERRERA

(UNIVERSITÉ DE BRUXELLES)

PUBLIÉ PAR

JEAN MASSART

TOME VI

AVEC VINGT-SEPT FIGURES DANS LE TEXTE ET VINGT-TROIS PLANCHES

BRUXELLES
HENRI LAMERTIN, ÉDITEUR-LIBRAIRE
20, RUE DU MARCHÉ AU BOIS, 20

1906

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE LÉO ERRERA

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE LÉO ERRERA

(UNIVERSITÉ DE BRUXELLES)

PUBLIÉ PAR

JEAN MASSART

TOME VI

AVEC VINGT-SEPT FIGURES DANS LE TEXTE ET VINGT-TROIS PLANCHES

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

BRUXELLES
HENRI LAMERTIN, ÉDITEUR-LIBRAIRE
20, RUE DU MARCHÉ AU BOIS, 20
—
1906

.E255
Tome 6

HAYEZ, IMPRIMEUR DES ACADÉMIES ROYALES, BRUXELLES

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME VI

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Pages.

JEAN MASSART, *Sur l'irritabilité des plantes supérieures* . . 1

(*Mémoires couronnés et autres mémoires* de l'Académie royale de Belgique, in-8°, t. LXII, 1902.)

I. L'ÉQUILIBRE RÉACTIONNEL CHEZ LES VÉGÉTAUX. 1

1. *Méthode* 2

2. *Relation entre la position d'équilibre et la sensibilité des diverses portions de l'organe* 5

A. Partie proximale à sensibilité forte. 6

α) Tiges et hypocotyles 7

β) Feuilles. 7

B. Partie proximale à sensibilité faible 10

α) Plantules et Graminacées (excl. Panicoïdées) 10

β) Rameaux rampants (*Lysimachia Nummularia*) 11

Différences entre les positions d'équilibre dans l'air et dans l'eau 13

Modification d'intensité du nastisme. Importance relative du géotropisme et du phototropisme. 15

Décapitation des rameaux 18

γ) Rameaux dressés 18

C. Partie proximale à sensibilité nulle. 19

α) Racines. 19

β) Plantules de Panicoïdées 20

γ) Autres exemples d'organes qui n'atteignent jamais la position d'équilibre. 21

D. Essais d'insensibilisation de la partie proximale. . . . 22

α) Destruction des tissus superficiels. 22

β) Action localisée de l'éther 23

3. *Influence de la direction de la partie la plus sensible sur la position d'équilibre et sur la vitesse de la courbure* 24

SEP 6 - 1906

Pages.

4. *Sens de la courbure* 27
5. *Résumé et conclusions* 30
6. *Bibliographie* 30

II. L'inégale croissance en épaisseur des *FICUS* grimpants et de quelques autres plantes 32
1. *Structure primaire et structure secondaire de la tige* 33
2. *La lumière comme excitant de l'inégal accroissement* 35
3. *Conditions que doit remplir l'excitant* 37
4. *Nature de la réaction* 38
5. *Quelques autres réactions caractérisées par un balancement de croissance. — Nomenclature de ces réflexes* 39
6. *Résumé et conclusions* 46
7. *Bibliographie* 46

III. Les racines aériennes des *FICUS* grimpants 47
1. *Racines adhésives précoces* 47
   a) Origine 47
   b) Croissance 52
2. *Racines adhésives tardives* 53
   a) Origine 53
   b) Croissance 54
3. *Racines nourricières* 55
   a) Origine 55
   b) Croissance 55
4. *Résumé et conclusions* 55

Ph. MOLLE, *Un alcaloïde dans* Clivia miniata Benth. . . 57

(*Annales de la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, 1902, t. XI, fasc. 3.)

Quelques réactions de la cliviine 58
Essais michrochimiques 61
Localisation de la cliviine 62
   Racine. 62
   Tige 64
   Feuilles 66
   Organes floraux 66

Pages.

Conclusions 68
- Où se forme la cliviine? 68
- Migration de la cliviine 69
- Les réservoirs à cliviine 70

Explication des planches 81

L. ERRERA, *Sur la limite de petitesse des organismes* . . . 73

(*Bulletin de la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, janvier 1903.)

Joséphine WERY, *Quelques expériences sur l'attraction des abeilles par les fleurs* 83

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Classe des sciences, nº 12, pp. 1211-1261, 1904).

- § 1. *Aperçu historique, suivi de quelques observations inédites* . . . 83
- § 2. *Disposition des expériences et précautions prises* 96
- § 3. *Compte rendu des expériences* 101
  - *a*) Expériences faites au Jardin botanique de Bruxelles, juin 1903 101
  - *b*) Expériences faites au Jardin botanique de Bruxelles, août-septembre 1904 104
- § 4. *Conclusions* 118

L. ERRERA, *Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux* 125

(*Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. XLII, 1905.)

Explication des planches. 140

Fr. VAN RIJSSELBERGHE, *Sur les propriétés physiochimiques des mélanges dissous et la détermination physiologique de leur pouvoir osmotique* 154

(*Annales de la Société royale des sciences médicales et naturelles*, t. XIV, 1905.)

Sommaire de ce travail 154

Pages.

L. ERRERA, *Sur les caractères hétérostyliques secondaires des primevères* 223

§ 1. *Exposé des caractères hétérostyliques de* Primula elatior, *Jacq.* . . 227

§ 2. *Quelques conséquences* 233

§ 3. *Compte rendu des observations sur* Primula elatior. . . . 241

I. Fréquence relative des deux formes dans les stations naturelles (aux environs de Bruxelles) 242

II. Attraction relative exercée sur l'homme par les deux formes. 244

III. Précocité (de floraison) relative des deux formes . . . 248

IV. Position relative du stigmate et des anthères dans les deux sortes de fleurs 250

V. Tendance des insectes à visiter les fleurs dans un ordre déterminé. 252

VI et VII. Prépondérance relative de chaque espèce de pollen sur les stigmates des deux sortes de fleurs, et changement de direction des fleurs suivant leur âge ou l'heure de la journée. 252

§ 4. *Conclusions* 253

Explication de la planche 255

ALBERT JACQUEMIN, *Sur la localisation des alcaloïdes chez les Légumineuses. Recherches de microchimie comparée* . . 257

(*Annales de la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, 1905.)

I. IMPORTANCE DE LA LOCALISATION DES ALCALOÏDES DANS LES PLANTES 257

II. LOCALISATION DES ALCALOÏDES CHEZ LES LÉGUMINEUSES . . . 259

§ 1. Mimosoïdées 263

1° *Pithecolobium Saman* 263

2° *Albizzia*. 266

3° *Acacia farnesiana* 267

4° *Acacia tenerrima* 268

§ 2. Césalpinioïdées. 269

1° *Tamarindus indica* 268

2° *Krameria triandra* 270

Pages.
§ 3. Papilionioïdées 270
1° *Sophora tomentosa* 271
2° *Anagyris foetida* 272
3° *Thermopsis fabacea* 273
4° *Baptisia australis* 274
5° *Lupinus* 275
6° *Spartium junceum* et *Genista canariensis* 279
7° *Cytisus* 282
8° *Melilotus officinalis* 285
9° *Trifolium* 285
10° *Lotus Jacobaeus* 285
11° *Indigofera floribunda* 285
12° *Astragalus glycyphyllos* 285
13° *Hedysarum coronarium* 285
14° *Coronilla* 286
15° *Lathyrus aphaca* 286
16° *Rhynchosia phaseoloides* 286
17° *Lens esculenta* 286
18° *Phaseolus vulgaris* 286
19° *Erythrina* 287
20° *Physostigma venenosum* 289
III. Résumé et conclusions 292
Index bibliographique 298
Explication des planches 301

L. ERRERA, *Sur l'hygroscopicité comme cause de l'action physiologique à distance découverte par Elfving* 303
I. *Les diverses sensibilités (tropismes) du* Phycomyces 305
II. *Expériences d'Elfving* 308
III. *Théorie des phénomènes d'attraction et de répulsion observés* . . . 314
IV. *Renseignements sur l'hygroscopicité et essai de classification des substances hygroscopiques* 317
V. *Partie expérimentale* 330
A. Méthode 330

Pages.
B. Expériences sur le *Phycomyces* 334
a) Métaux 334
b) Agate et quartz 337
c) Kaolin. 337
d) Porcelaine et verre. 338
e) Sels déliquescents 341
f) Acide sulfurique 342
g) Substances minérales diverses 344
h) Substances organiques 346
i) Camphre et thymol 347
j) Racines vivantes 348
k) Différences psychrométriques 349
l) Substrat 350
m) Sels efflorescents 351
C. Expériences sur l'hydrotropisme des racines 353
Conclusions 355
Sur la nature des tropismes 357
Annexes 359
I. Hygroscopicité du camphre 359
II. Température des cultures 363

L. ERRERA, *Note préliminaire sur les feuilles* 367
(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* Classe des sciences, n° 1, 1906.)

MARIA MALTAUX et JEAN MASSART, *Sur les excitants de la division cellulaire* 369
(*Annales de la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles,* 1906.)
Sommaire de ce travail 369
Explication des planches. 423

ERRATA AU TOME V.

L. ERRERA, *Sur la myriotonie comme unité dans les mesures osmotiques* 433

SUR L'IRRITABILITÉ

DES

PLANTES SUPÉRIEURES

PAR

JEAN MASSART

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE BRUXELLES,
CONSERVATEUR AU JARDIN BOTANIQUE DE L'ÉTAT [1].

I

L'équilibre réactionnel chez les végétaux [2].

L'effet final de certaines des réactions motrices qu'exécutent les végétaux, consiste en une orientation vis-à-vis de l'excitant extérieur; la réaction s'arrête dès que l'orientation voulue est atteinte : l'organe est en équilibre.

Prenons un exemple très simple, celui d'une racine qui a été couchée horizontalement. Sa pointe sent la gravitation et envoie vers la zone motrice, située immédiatement en arrière, un ordre qui provoque la courbure de cette zone. Comme la concavité de cette courbure regarde le bas, la pointe va être transportée vers le bas ; dès que la pointe est redevenue verticale, elle est de nouveau en équilibre vis-à-vis de la pesanteur : elle cesse d'envoyer à la région de croissance l'ordre de se courber, et la réaction s'arrête.

---

[1] Ce mémoire a été publié également dans les *Mémoires couronnés et autres mémoires* de l'Académie royale de Belgique, in-8°, t. LXII, 1902.

[2] Les expériences sur l'équilibre réactionnel ont été faites à l'Institut botanique, où j'étais assistant. Elles sont terminées depuis 1899; mais avant de les publier, je voulais les compléter par des recherches sur les torsions que certains organes exécutent sous l'action d'excitants externes. Malheureusement je n'ai pas encore pu me procurer un matériel convenable. Dans l'entretemps, M. Fr. Darwin a publié deux notes sur le même sujet (1899 et 1901). Il s'occupe des organes dont la sensibilité géotropique est localisée dans la pointe; sur ce point spécial, ses résultats et les miens concordent parfaitement.

Dans la racine, la portion adulte (tout ce qui est en deçà de la zone de croissance) est incapable à la fois de sentir et de réagir. Mais dans d'autres organes, par exemple dans les tiges, la réaction se complique. Quand on met une tige dans la position horizontale, on voit également, il est vrai, la courbure s'effectuer dans la zone de croissance et placer la pointe du rameau parallèlement à l'excitant ; à première vue, on pourrait croire que le géotropisme de la tige ne diffère du géotropisme de la racine que par le sens de la courbure. Mais une analyse plus intime du phénomène fait voir bientôt qu'il y a, suivant les organes, de grandes différences dans la localisation de la sensibilité géotropique, et aussi, par conséquent, dans la façon dont les organes se mettent en équilibre réactionnel.

1. — MÉTHODE.

Le procédé que j'ai employé consiste essentiellement à fixer l'organe par son extrémité distale, au lieu de le tenir par sa base. Il n'est applicable qu'à des plantules (fixées par la pointe de la racine, ou par le bout opposé) et à des organes détachés (tiges et racines tenues par le sommet, feuilles tenues par le limbe). On rencontre tout de suite deux sérieuses difficultés : comment empêcher l'organe de tomber, quand on ne peut le saisir que par l'extrême pointe et qu'il faut éviter de blesser celle-ci ; comment empêcher l'organe ou la plantule de se faner, puisque la surface de section doit rester libre, et que la plantule n'est tenue que par l'extrémité de la radicule ou de son cotylédon ?

Pour tourner ces deux difficultés, il suffit de fixer le bout des organes ou des plantules dans du plâtre, et de placer tout l'appareil dans l'eau dès que le plâtre est pris : on supprime du même coup le danger de chute et le danger de flétrissement. Pour amener de l'oxygène aux objets en expérience, un lent courant d'eau est établi dans le récipient où se fait l'expérience. Le tuyau qui amène l'eau est chauffé en amont de l'expérience de façon à maintenir celle-ci à la température de 20°-25°.

Je me servais le plus souvent d'un aquarium à parois de glace bien verticales et parallèles. D'ordinaire, l'aquarium se trouvait dans une serre; il était entouré d'une paroi en carton qui ne laissait arriver la lumière que par le haut : de cette manière la lumière et la gravitation agissaient toujours parallèlement sans pouvoir se contrarier. Quand il était nécessaire d'éliminer complètement la lumière, les expériences se faisaient dans une chambre thermostatique tout à fait obscure; les photographies, dont je parlerai à l'instant, se faisaient alors à l'aide d'un éclair magnésique.

Afin de pouvoir suivre avec précision toutes les phases de la courbure, chaque expérience était photographiée fréquemment, surtout au début. Comme mon aquarium et le bloc de plâtre restaient immobiles et que l'appareil photographique était également fixe, tous les clichés d'une même expérience sont superposables : dans ces conditions, aucun changement, si léger soit-il, ne peut échapper à l'observation. Pour augmenter le contraste sur les clichés, je plaçais derrière l'aquarium une caisse profonde en bois dont les parois internes étaient tapissées de velours noir mat : les végétaux à photographies se projetaient sur ce fond noir.

Chaque expérience comprenait souvent de nombreux organes dans diverses positions. Pour la photographie, il était essentiel de les avoir tous dans le même plan et de les écarter assez les uns des autres pour qu'ils ne pussent se toucher pendant leur courbure. Voici comment on opère (fig. 1) : Les objets en expérience sont maintenus à l'aide de plâtre dans des chaumes de Graminacées, qui avaient été enfoncés, avec les directions voulues, dans un bloc de plâtre. Celui-ci est porté par quelques chaumes plus résistants. On arrive facilement ainsi à immobiliser dans tout les sens des tiges ou des feuilles. Quand il s'agit de radicules, il importe de prendre certaines précautions pour que la pointe seule soit saisie dans le plâtre. Mais alors les organes sont tenus sur une très faible longueur par une surface conique et glissante, et ils se détachent souvent. Aussi a-t-on une tendance à les enfoncer trop fort, et dans ce cas, ou bien la zone de croissance est immobilisée dans le plâtre aussi bien que la pointe, ce qui arrête tout allongement et toute courbure, ou bien la pointe dépasse le plâtre et elle peut se courber tout à son aise dans la cavité du chaume. (Voir p. 20, fig. 9, positions 1 à 6.)

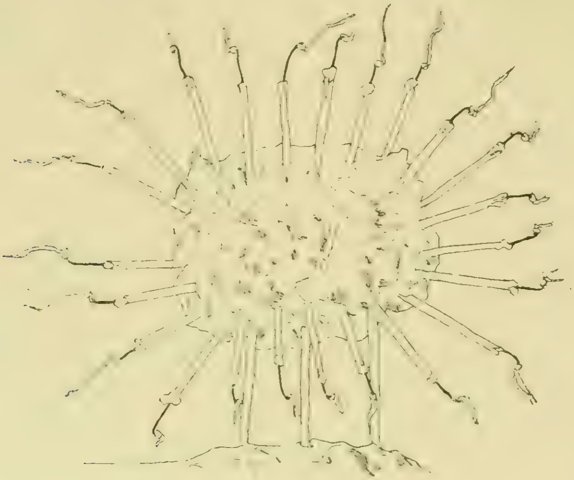


FIG. 1. — Expérience disposée pour l'étude de l'équilibre réactionnel. Plantules de *Panicum miliaceum* fixées par la pointe du cotylédon dans les chaumes. Ceux-ci sont piqués dans une masse de plâtre soutenue par trois chaumes. Le pointillé montre la position des plantules après trois heures et quinze minutes. (Le dessin est décalqué sur des clichés.)

Avec ce dispositif, les expériences peuvent durer plusieurs jours sans que les organes souffrent en aucune façon ; les objets peuvent être examinés et photographiés à chaque instant sans le moindre danger; enfin, on a la certitude que la portion distale mise dans le plâtre ne subit aucun changement de direction pendant tout le temps de l'expérience.

On pouvait craindre que dans les positions insolites où je plaçais les végétaux, qui étaient en outre plongés sous l'eau, les courbures réactionnelles ne soient effectuées d'une façon anormale. Or, dans les très nombreuses expériences que j'ai faites, je n'ai jamais observé que les courbures fussent, le moins du monde, différentes de celles que les mêmes plantes exécutaient dans les conditions naturelles. Bien plus, j'ai voulu m'assurer que les organes qui s'étaient courbés dans mes expériences étaient capables d'effacer leur courbure lorsqu'on les soustrayait à l'influence de l'excitant. (Voir Vöchting, 1882, p. 182.) Des plantules de *Secale*, des hypocotyles de *Brassica oleracea*, des bouts de tiges de *Mercurialis annua* furent fixés horizontalement sur un clinostat à plateau vertical immergé dans l'eau. La moitié des individus de chaque espèce étaient fixés dans la position « *directe* »; l'autre moitié, dans la position « *inverse* »[1]. Le clinostat resta d'abord arrêté pendant dix-huit heures. Au bout de ce temps les organes avaient tous effectué la même courbure. Le clinostat fut alors mis en activité : après vingt-quatre heures, les organes étaient tous, également, redevenus droits.

Cette expérience comparative sur la courbure des organes inverses et des organes directs, et sur leur orthonastisme[2], montre que les conclusions que je puis tirer de mes expériences, sont complètement applicables aux tropismes normaux.

2. — RELATION ENTRE LA POSITION D'ÉQUILIBRE ET LA SENSIBILITÉ DES DIVERSES PORTIONS DE L'ORGANE.

Dans la position inverse où je place les organes ou les plantules, c'est la portion proximale, habituellement immobile, qui est seule mobile; c'est elle qui va être transportée vers le haut ou vers le bas, par la courbure géotropique. Sa position finale d'équilibre dépend : 1° de sa sensibilité plus ou moins grande à la gravitation ; 2° de la direction dans laquelle la partie distale, d'ordinaire la plus sensible, se trouve immobilisée. Dans ce chapitre-ci, nous n'examinerons que le premier point.

---

[1] Pour définir les positions occupées par les organes en expérience, j'emploie toujours les termes que voici :
Normal = face supérieure en haut, ou extrémité supérieure en haut.
Retourné = — bas, — — bas.
Direct = attaché par la base (bout proximal).
Inverse = attaché par le sommet (bout distal).

[2] Je donne le nom d' « orthonastisme » au phénomène de redressement que M. Vöchting (1882) appelle « rectipétalité ». Pour toutes les questions de nomenclature et de classification des phénomènes d'irritabilité, je me permets de renvoyer à un article récent : *Essai de classification des réflexes non nerveux,* que j'ai publié dans les *Annales de l'Institut Pasteur,* août 1901; il a été traduit dans *Biologisches Centralblatt,* 1902. Cette traduction a été assez mal faite. Cet article a été reproduit aussi dans le volume V du *Recueil de l'Institut botanique.*

A. — *Partie proximale à sensibilité forte.*

C'est le cas qui se présente pour presque toutes les tiges. Lorsqu'une tige est maintenue horizontalement dans une position inverse, la portion proximale est déplacée vers le haut par une courbure à concavité supérieure. Généralement elle dépasse un peu la verticale, puis elle revient sur elle-même, et après quelques grandes oscillations, elle se met dans la direction du fil à plomb. Mais sa position n'est pas tout à fait immuable. En effet, il est certain que la pointe de l'organe, étant restée horizontale, continue à envoyer vers la zone de croissance l'ordre d'exécuter une courbure. Mais celle-ci va nécessairement porter la portion proximale au delà de la verticale ; à peine est-elle ébauchée, que cette portion proximale, déviée de sa position d'équilibre, envoie un contre-ordre vers la région de croissance. Il en résulte que le bout libre oscille sans cesse, très légèrement.

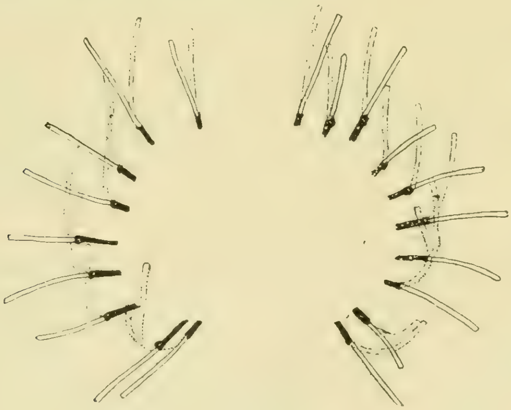


Fig. 2. — Hypocotyles de *Helianthus annuus* fixés par le sommet dans diverses positions. — Le trait plein indique la position initiale ; le trait pointillé, la position après quarante-deux heures.

α) *Tiges et hypocotyles.* — Le cas que nous venons d'étudier est celui qui se présente le plus souvent pour les tiges et les hypocotyles (fig. 2). Je l'ai vu notamment se produire chez les tiges de *Hippuris*, de *Helianthus tuberosus*, de *Lotus corniculatus* et de *Verbena* (hybride), chez les hampes florales de *Leucojum aestivum* et d'*Allium Schoenoprasum*, chez les hypocotyles de *Brassica oleracea*, d'*Agrostemma Githago* et de *Solanum Lycopersicum*, ainsi que chez les feuilles à structure radiaire d'*Allium Cepa*, d'*A. Schoenoprasum* et d'*A. fistulosum*.

β) *Feuilles.* — Quand on fixe par le limbe une feuille jeune, coupée à la base du pétiole, on voit le pétiole exécuter une courbure à concavité supérieure (fig. 3, C et D), de façon à porter la base vers le haut; après avoir dépassé la verticale, le pétiole revient, puis dépasse de nouveau; il continue à osciller ainsi pendant toute la durée de l'expérience. Le résultat final est le même chez toutes les diverses feuilles que j'ai examinées : *Marsilea quadrifolia*, *Alisma Plantago*, *Ranunculus sceleratus*, *Geranium pyrenaicum*, *G. molle*, *Malva sylvestris*, *Trapa natans*, *Glechoma hederaceum*.

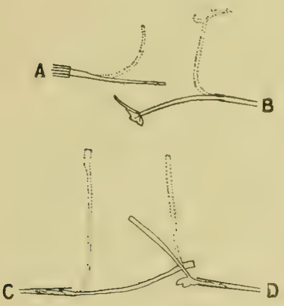


FIG. 3. — Feuilles aériennes de *Ranunculus sceleratus*, mises en expérience dans l'eau. A, pétiole fixé par sa base, dans la position normale (face supérieure en haut). — B, feuille entière, retournée, fixée par la base. — C, feuille entière, dans la position normale, fixée par son limbe, entre deux lamelles de verre. — D, feuille entière, retournée, fixée par son limbe entre deux lamelles de verre. — En trait plein, la position initiale; en trait pointillé, la position après vingt et une heures.

Dans les conditions naturelles, la position d'équilibre des feuilles attachées à la tige est due à la superposition d'au moins trois réflexes : le géotropisme, le phototropisme et l'exonastisme. Encore ces considérations ne s'appliquent-elles qu'à des feuilles simples et sessiles : quand il y a un pétiole différencié, il faut aussi tenir compte des différences dans la sensibilité et dans la réagibilité du pétiole et du limbe. On sait, notamment depuis les travaux de Darwin (1882) et de M. Vöchting

(1888), que c'est surtout la sensibilité du limbe à la lumière qui règle la position d'équilibre de la feuille : le limbe envoie les ordres de courbure vers le pétiole ou vers les bourrelets moteurs plus ou moins spécialisés, qui sont chargés de les exécuter.

J'ai vu que tous les pétioles sans exception sont sensibles à la pesanteur : même quand le limbe est soumis à l'action combinée de la lumière et de la gravitation, le pétiole est assez géotropique pour résister aux ordres moteurs venant du limbe, de sorte qu'il ne dépasse jamais la verticale. Pourtant on peut disposer l'expérience de telle façon que le limbe envoie des ordres très pressants : il suffit de le fixer avec la face inférieure vers le haut, entre deux lamelles de verre (fig. 3 D).

Quand on éclaire à l'envers une feuille restée en place sur la tige, elle courbe aussitôt fortement son pétiole; dans mes expériences, les mêmes ordres parviennent sans doute au pétiole; mais dès qu'il a atteint la verticale, il « fait la sourde oreille ». Il en est de même lorsqu'on fait arriver la lumière par-dessous à une feuille dont le limbe est fixé entre deux verres dans sa position naturelle : le pétiole se courbe vers le haut et reste dans cette direction. Le géotropisme l'emporte donc sur le phototropisme. Enfin, la même courbure s'observe sur des feuilles inverses, mises à l'obscurité.

Comment expliquer la différence de position du pétiole chez *Malva sylvestris*, par exemple, entre une feuille restée en place sur la tige et éclairée par-dessous et une feuille isolée, attachée par le limbe et également éclairée par sa face inférieure? Dans la première, le pétiole n'a qu'à rester dans la direction que lui imprime son géotropisme; la courbure phototropique, commandée par le limbe, s'exécutant dans la partie distale du pétiole, n'est pas en conflit avec le géotropisme de cet organe. Au contraire, dans la feuille isolée et tenue par le limbe, le sommet du pétiole reçoit deux ordres opposés : l'un, ordre de courbure vers le bas, provoqué surtout par la photesthésie (sensibilité à la lumière) du limbe; l'autre, ordre de courbure vers le haut, provoqué par la géesthésie du pétiole. C'est ce dernier qui l'emporte.

Chez le *Ranunculus sceleratus*, les feuilles aériennes ont le pétiole à peu près horizontal; et pourtant quand on fixe par le limbe une feuille isolée, et qu'on place l'expérience à l'air humide, on voit aussitôt le pétiole se relever. Pourquoi les pétioles ne se dressent-ils pas également sur la plante? Parce que alors le pétiole est incapable de prendre sa position d'équilibre. En effet, dans l'air, les pétioles de cette plante ne croissent que dans leur partie supérieure, de sorte que tout en étant géesthésique, ils ne peuvent pas manifester le géotropisme, faute d'organe moteur. Fixez la feuille par le limbe, libérez la base du pétiole, et immédiatement les ordres que ce dernier envoie vers la zone motrice vont provoquer une courbure à concavité supérieure. Dans l'eau, les choses se passent autrement : ici le pétiole croît dans toute sa longueur (fig. 3A); aussi les feuilles aquatiques ont-elles toutes le pétiole vertical dans la nature aussi bien que dans nos expériences (fig. 3 B).

Il paraissait logique de supposer qu'une feuille fixée par son limbe retourné entre deux lamelles de verre, envoie vers la zone motrice du pétiole des ordres qui sont plus énergiques à la lumière qu'à l'obscurité. J'espérais qu'à la lumière le pétiole dépasserait la verticale, tandis qu'à l'obscurité il serait exactement dressé. J'ai refait l'expérience avec les feuilles les plus diverses : toujours j'ai vu que le géotropisme du pétiole résistait victorieusement au phototropisme du limbe.

On peut éliminer complètement le géotropisme, tout en laissant intact le phototropisme. Pour cela les feuilles sont fixées sur le plateau vertical d'un clinostat tournant sous l'eau. La lumière est horizontale et tombe perpendiculairement sur le plateau. A côté des feuilles complètes, fixées par le limbe retourné, — et des feuilles complètes et retournées, fixées par la base du pétiole, — il y a aussi des pétioles sans limbe. Les feuilles de *Malva* et de *Glechoma*, traitées de cette manière, courbent toujours le pétiole de façon que sa partie libre (proximale ou distale) soit parallèle à la lumière. Cette expérience montre que le pétiole est sensible à la lumière, puisqu'il se courbe quand le limbe est enlevé et qu'il s'oppose à la courbure exagérée que le limbe retourné tend à lui imprimer.

Dans les mouvements des pétioles, il y a encore un facteur dont je n'ai pas parlé. On sait, surtout depuis les recherches de M. H. de Vries (1872), que les pétioles ont une tendance à se courber vers leur face inférieure sous l'influence de ce qu'il appelle l'« épinastie » (notre « exonastisme »). Il est évident que chaque fois qu'une feuille retournée relève son pétiole, la courbure tropique est aidée du nastisme, tandis que c'est le contraire pour une feuille dont le limbe est fixé dans sa position naturelle et dont néanmoins le pétiole se courbe vers le haut : le tropisme doit alors vaincre le nastisme. Des diverses feuilles que j'ai étudiées, il n'y en a qu'une dont l'exonastisme ait une réelle importance; c'est celle de *Trapa natans* : sur le clinostat à plateau vertical, et éclairé d'en haut, la feuille soustraite à la fois à l'influence directrice de la lumière et à celle de la gravitation exécute dans son pétiole une courbure qui est nettement convexe vers la face supérieure.

Ce résultat permet de comprendre le fait suivant, inexplicable au premier abord : des feuilles de *Trapa*, de même âge, sont fixées par le limbe, entre deux verres, dans un cristallisoir, les unes retournées, les autres avec la face supérieure en haut. Quelle que soit la façon dont on éclaire les feuilles (éclairage diffus et égal, éclairage par-dessus, éclairage par-dessous, obscurité), les feuilles retournées relèvent leur pétiole beaucoup plus vite que les autres : le phototropisme est tout à fait négligeable en face du géotropisme, mais le nastisme aide puissamment les feuilles retournées à dresser leur pétiole, tandis qu'il retarde le relèvement chez les feuilles non retournées. Toutefois, après un ou deux jours, les pétioles ont atteint partout leur position d'équilibre et tous sont également verticaux, ce qui montre que le géotropisme l'emporte aussi sur le nastisme.

⁂

En résumé, on voit que dans les diverses tiges, hypocotyles et feuilles étudiées, le géotropisme (et éventuellement le phototropisme) est suffisant dans la partie proximale, pour que celle-ci ne dépasse jamais la verticale ou pour qu'elle y revienne si elle l'a dépassée au début.

B. — *Partie proximale à sensibilité faible.*

Chez certaines plantes, la tige fixée horizontalement par le sommet, courbe sa portion basilaire jusqu'au delà de la verticale et la garde dans cette direction. Le même phénomène s'observe dans les plantules de Graminacées (à l'exclusion des Panicoïdées).

α) Plantules de Graminacées (excl. Panicoïdées). — Comme c'est ici que le phénomène est le plus simple, c'est par ces plantes que nous commencerons. On sait, depuis le travail de Darwin (1882), que le cotylédon des Graminacées (*Avena, Phalaris,* etc.) est beaucoup plus sensible à la lumière à son sommet que dans les autres portions. M. Rothert (1894, p. 187) émet l'avis que la géesthésie est sans doute localisée de la même façon que la photesthésie.

Quand une plantule de *Secale* (fig. 4) ou d'*Avena* est fixée par la pointe du cotylédon, on voit toute la partie basilaire se courber et porter vers le haut la gaine et le radicule. La courbure ne s'arrête que lorsque la verticale est fortement dépassée.

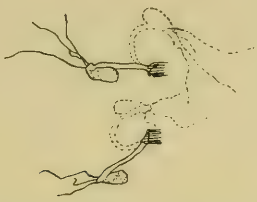


Fig. 4. — Plantules de *Secale.* — En trait plein, la position initiale; en trait pointillé, la position après vingt-deux heures.

Cette position d'équilibre s'explique par les différences de sensibilité à la gravitation et à la lumière dans la partie distale et dans le restant du cotylédon. Le sommet, immobilisé par le plâtre dans la position horizontale, commande sans répit à la zone de croissance de se courber; ces ordres continuent à être exécutés sans rencontrer d'opposition sérieuse de la part de la portion libre, jusqu'à ce que celle-ci soit très oblique; jamais pourtant elle ne se laisse mettre tout à fait horizontale : sa propre sensibilité, quelque faible qu'elle soit, intervient avant ce moment, et empêche la zone de croissance de répondre dorénavant aux excitations émanées du sommet.

β) *Rameaux rampants.* — L'angle formé avec la verticale par la partie mobile (proximale) est moins grand que pour le cotylédon des Graminacées. J'ai étudié surtout *Ajuga reptans*, *Paronychia sp.*, *Lippia nudiflora* et *Lysimachia Nummularia.* Comme c'est avec cette dernière espèce que j'ai fait le plus d'expériences et comme les résultats sont sensiblement les mêmes partout, je m'en tiendrai à elle.

Voyons d'abord quelles réactions présentent les rameaux rampants de *Lysimachia* dans les conditions naturelles. Chacun sait que les rameaux de cette plante ont un tout autre aspect dans l'air que dans l'eau. Dans l'air, les tiges rampent et sont fixées par de nombreuses racines adventives; le bout est relevé plus ou moins, parfois à angle droit. Dans l'eau, elles ne sont pas horizontales, mais verticales; de plus, le sommet ne fait jamais un angle avec la portion sous-jacente.

Prenons des rameaux rampants et plaçons-les dans six positions différentes, les uns dans l'air humide, les autres dans l'eau. Les positions occupées sont indiquées ci-après [1] (voir fig. 5).

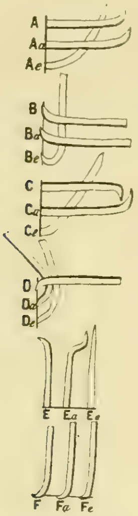


Fig. 5. — Schéma représentant les positions initiales (A, B,...) et les positions définitives, dans l'air (A*a*, B*a*...) et dans l'eau (A*e*, B*e*...) de rameaux rampants de *Lysimachia Nummularia*. Pour l'explication, voir le texte.

A. Couché, normal, direct.
B. — — inverse.
C. — retourné, direct.
D. — — inverse.
E. Dressé, direct.
F. — inverse.

Examinons les résultats des expériences : Les rameaux A, qui sont tout à fait en équilibre dans l'air, ont relevé les entrenœuds inférieurs, dans l'eau ; de plus, l'arcure de la pointe s'est effacée. Les rameaux B, qui sont également en équilibre dans l'air, ont complètement dressé la portion ancienne dans l'eau. Les rameaux C ne sont en équilibre ni dans l'air ni dans l'eau : la pointe s'est retournée vers le haut; de plus, dans l'eau, les entrenœuds âgés se sont relevés. Les rameaux D se sont courbés tous les deux : ils se sont dressés et ont dépassé la verticale, surtout dans l'air. Des rameaux E, celui qui est dans l'air a exécuté une courbure en S, remettant ainsi la pointe et la zone de croissance dans la position naturelle; celui qui est dans l'eau est devenu tout à fait droit. Les rameaux F sont resté immobiles. — Enfin, dans l'eau, tous les rameaux ont perdu la dorsiventralité.

---

[1] Voir la note 1 de la page 5.

Ces diverses positions d'équilibre résultent du conflit ou de la collaboration de deux réactions : le gastronastisme (intervenant dans tous les cas), qui tend à courber la partie distale vers la face ventrale, inférieure, — et le tropisme de la pointe (chez les rameaux fixés par la base) ou le tropisme de la portion adulte (chez les rameaux fixés par le sommet), qui tendent à relever la pointe ou la portion adulte. Ces courbures sont toutes deux exécutées par la zone de croissance, mais tandis que le tropisme est exécuté par toute la région de croissance et surtout par la portion distale, le nastisme n'est exécuté que par sa portion proximale.

Différences entre les positions d'équilibre dans l'air et dans l'eau.

Dans l'air, le géotropisme de la pointe et le gastronastisme sont parfois en conflit : le premier défléchit le sommet, mais celui-ci se relève aussitôt vers le haut, d'où résulte une courbure en S (E*a*). Quand le rameau est retourné, les deux courbures agissent dans le même sens (C*a*).

Le géotropisme de la portion adulte et le gastronastisme se font à peu près équilibre; aussi les rameaux où les deux facteurs sont en conflit ne bougent-ils pas (F*a*).

Quand le gastronastisme, le géotropisme de la pointe et le géotropisme de la région adulte s'ajoutent tous l'un à l'autre, la courbure se fait très vite, et elle dépasse notablement la verticale (D*a*). La position finale d'équilibre résulte alors de la superposition de trois réflexes : *a*) le gastronastisme dont l'importance diminue à mesure que la courbure effectuée est plus forte et qui peut être négligée quand elle dépasse l'angle droit; *b*) l'anagéotropisme (géotropisme « négatif ») de la partie proximale qui tend à faire revenir la portion mobile vers la verticale; *c*) l'anagéotropisme du sommet qui tend à augmenter la courbure.

Ces résultats nous permettent de comprendre comment se fait la reptation des rameaux aériens. Le géotropisme du sommet fait exécuter à la partie distale de la zone de croissance une courbure concave vers le haut, qui dresse plus ou moins la pointe. En même temps, le gastronastisme détermine une seconde courbure, dirigée vers la face ventrale, qui siège plus loin du sommet. Quant au géotropisme des entrenœuds adultes, il n'a jamais l'occasion de se manifester, puisque la base de cette partie du rameau est attachée à la plante et que les racines adventives la maintiennent contre le sol. En somme, chaque entrenœud est d'abord dressé, au moment où il fait partie du sommet anagéotropique; puis il est arqué quand il est en voie de croissance rapide; enfin, il est rejeté contre le sol par le gastronastisme au moment où il va sortir de la zone de croissance; c'est dans cette position horizontale qu'il restera par la suite, malgré sa tendance à se dresser [1].

Dans l'eau, la zone de courbure est beaucoup plus longue que dans l'air : d'abord les entrenœuds subterminaux en voie de croissance sont plus nombreux; en outre, les nœuds déjà âgés peuvent se remettre à croître et répondre alors, par une courbure, aux ordres qu'ils reçoivent. Le fait de se trouver sous l'eau agit comme modificateur sur le nastisme et sur le tropisme : le gastronastisme est affaibli; le géotropisme des entrenœuds âgés est renforcé. Ces deux modifications suffisent à expliquer toutes les différences entre les positions d'équilibre dans l'air et dans l'eau. L'oligonastose (diminution du nastisme) explique la direction rectiligne du rameau E*e* et du sommet de A*e* et de C*e*; la cratérotropose (renforcement du tropisme) explique le relèvement de A*e* et de C*e* à la suite de la remise en activité des nœuds inférieurs. Ces deux modifications collaborent dans le rameau B*e*. Enfin, les entrenœuds âgés ont acquis un géotropisme suffisant pour contre-balancer assez tôt, dans la zone de croissance, les ordres venant du sommet, de sorte que le rameau D*e* dans l'eau n'est jamais aussi oblique que le même rameau dans l'air (D*a*).

---

[1] Des observations faites en 1902 dans les serres du Jardin botanique, montrent que la reptation s'exécute de la même façon dans les stolons de diverses Aracées, par exemple, de *Nephthytis*.

Les rameaux de *Lysimachia* qu'on récolte sous l'eau, dans la nature, ne présentent pas la moindre trace de dorsiventralité : ils sont dressés et ont les feuilles dans des plans perpendiculaires à la direction de l'axe. Chez eux le gastronastisme a donc entièrement disparu.

La figure 6 montre, d'après des photographies, deux des cas les plus intéressants que présentent les rameaux de *Lysimachia* sous l'eau. Le rameau A est dans les mêmes conditions que le rameau A*e* du schéma (fig. 4) ; les rameaux B et C, que le rameau D*e* du schéma.

Modifications d'intensité du nastisme. — Importance relative du géotropisme et du phototropisme.

Nous venons de voir que dans l'eau, le gastronastisme est très réduit et peut même faire défaut. A l'obscurité, dans l'air, le nastisme disparaît également : les rameaux étiolés se dressent tout droits sans jamais exécuter à la base de la zone de croissance la courbure qui les rejette vers la face ventrale. Leur position d'équilibre dépend donc uniquement de l'anagéotropisme. Je n'ai pas réussi à faire vivre ces tiges étiolées assez longtemps pour séparer la sensibilité du sommet et celle de la portion proximale.

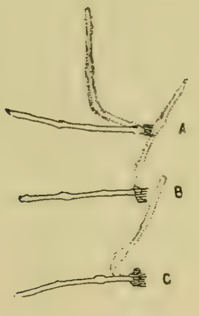


FIG. 6. — Rameaux de *Lysimachia Nummularia*. — En trait plein, la position initiale; en trait pointillé, la position après trois jours.

D'autre part, il est certain que, toute question de tropisme à part, la position d'équilibre ne serait pas la même pour une tige dorsiventrale de *Lysimachia* éclairée d'en haut, et pour une tige éclairée d'une manière diffuse. En effet, des expériences clinostatiques montrent que le gastronastisme est plus accusé dans le premier cas que dans le second. L'action modificatrice de la direction de la lumière sur le nastisme de *Lysimachia* n'est pas exceptionnelle : Sachs (1879, p. 264) a observé le même fait sur les rameaux d'*Atropa*.

Quoique les agents externes puissent modifier le nastisme, il est certain que cette réaction est provoquée par des excitants internes. Quel est leur lieu de production? De l'ensemble de nos recherches, il résulte que le nastisme n'existe que lorsque le sommet fait un angle avec les parties adultes, en d'autres termes, lorsqu'il y a une arcure dans la région de forte croissance. L'expérience suivante est tout à fait probante. Un rameau cultivé sous l'eau, et bien droit, est bouturé et placé verticalement dans l'air humide; il continue à pousser vers le haut, sans présenter de nastisme, jusqu'à ce que son poids le fasse pencher; aussitôt le sommet se redresse par une courbure géotropique de la zone de croissance, et à partir de ce moment le nastisme se manifeste.

Non seulement le nastisme est provoqué par une arcure, mais son sens même est exclusivement déterminé par le sens de l'arcure : le nastisme est toujours dirigé en sens inverse de l'arcure préexistante. Dans les conditions naturelles, la courbure tropique est concave vers le haut; le nastisme tend donc à effacer la courbure et même à la remplacer par une courbure concave vers la face ventrale. Ce dernier point empêche de confondre le gastronastisme avec l'orthonastisme (rectipétalité de M. Vöchting, 1882). Il est bien vrai que tous deux sont provoqués par une arcure, mais l'orthonastisme a simplement pour effet de redresser cette arcure, tandis que le gastronastisme donne une courbure en sens contraire, atteignant même l'angle droit [1].

Quand un rameau de *Lysimachia*, fixé par la base, est renversé sens dessus dessous (fig. 5 C), les réactions nastique et tropiques n'amènent dans l'orientation voulue que la zone de croissance et le sommet. Dans quel sens se fera alors le nastisme? Sera-t-il déterminé par la position de la plus grande partie du rameau (qui a gardé la face supérieure en bas)? Non, le nastisme dépend uniquement de la courbure actuelle; il se fait donc vers la nouvelle face ventrale, sans se préoccuper de la dorsiventralité de la portion adulte du rameau.

---

[1] Après que ceci était écrit, M. Baranetzky (1901) a publié un travail dans lequel il montre que l'orthonastisme dépasse en général le redressement; mais cette courbure en sens contraire s'efface après quelques oscillations, alors que la courbure due au gastronastisme est permanente.

A plusieurs reprises déjà, nous avons fait allusion à des expériences effectuées sur le clinostat. Elles sont intéressantes en ce qu'elle nous font connaître un nouvel état d'équilibre dans lequel le géotropisme n'intervient pas. Des rameaux sont fixés sur le plateau vertical d'un clinostat tournant sous l'eau ; ils occupent quatre positions différentes (voir fig. 7) :

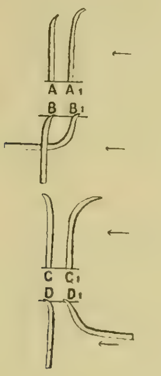


Fig. 7. — Rameaux de *Lysimachia Nummularia* sur le clinostat à plateau vertical, sous l'eau. — A, B, C, D, les positions initiales. — A_1, B_1, C_1, D_1, les positions finales d'équilibre. — Les flèches indiquent la direction de la lumière. — Pour l'explication des lettres, voir le texte.

A. Normal, direct.
B. — inverse.
C. Retourné, direct.
D. — inverse.

« Normal » et « retourné » s'entendent ici par rapport à la lumière seule, puisque la gravitation ne peut plus exercer d'influence directrice; la lumière est horizontale et perpendiculaire au plan du plateau.

L'examen du schéma (fig. 7) montre : 1° que le phototropisme du sommet est manifeste (A_1, C_1); 2° que le phototropisme de la région adulte est tout à fait négligeable (B_1) ; 3° que le gastronastisme est fort relativement au phototropisme : il rend la courbure de C_1 plus forte que celle de A_1, et il est seul en cause dans la courbure B_1 et même dans la courbure D_1.

Lorsque les organes attachés sur le plateau vertical du clinostat reçoivent la lumière d'en haut, et qu'ils sont ainsi soustraits à la fois à l'influence directrice de la pesanteur et à celle de la lumière, le nastisme subsiste seul. Mais dans ces conditions les courbures nastiques sont très faibles; et les rameaux gardent à peu près la forme initiale. En somme, il y a absence de position d'équilibre, par défaut de réaction.

La faiblesse relative du phototropisme du sommet et surtout des entrenœuds adultes ressort nettement d'une expérience dans laquelle les rameaux, directs et inverses, étaient placés dans un cristallisoir et éclairés par-dessous. La position finale est la même que pour des rameaux éclairés d'en haut, et pour des rameaux placés à l'obscurité ou à la lumière diffuse.

Il était intéressant de savoir si pour l'une ou l'autre des réactions du rameau, les feuilles n'ont pas à intervenir, par exemple comme organe sensitif pour la lumière ou la pesanteur. Dès mes premières expériences avec *Lysimachia*, j'avais vu que les rameaux effeuillés et les rameaux intacts réagissent exactement de la même manière. Aussi ai-je toujours, dans la suite, employé des rameaux privés de feuilles, qui sont beaucoup plus maniables.

Décapitation des rameaux.

Dans tous ce qui précède, nous avons toujours admis que les ordres de courbure émanent surtout de la pointe de la tige, puisque la pointe est plus géesthésique que les entrenœuds adultes. S'il en est vraiment ainsi, il faut que la décapitation du rameau diminue fortement la tendance de la portion proximale à se relever. Des rameaux, les uns intacts, les autres décapités, sont fixés dans la position inverse en ayant soin de n'immobiliser qu'une toute petite étendue de la zone de croissance des rameaux privés de pointe. La figure 8 montre que les rameaux décapités sont lents à se relever. La suite de l'expérience fait voir aussi que ces rameaux ne dépassent jamais la verticale.

γ) *Rameaux dressés.* — L'inégale répartition de la sensibilité à la gravitation et à la lumière n'est pas limitée aux tiges rampantes; elle se retrouve dans quelques tiges dressées, ainsi que dans des hypocotyles. M. Rothert (1894) cite plusieurs exemples d'organes dont la partie supérieure est la plus sensible. Mais pour que de tels organes, fixés par le sommet, courbent leur base au delà de la verticale et restent en équilibre dans cette direction, il faut que la portion basilaire soit *beaucoup* moins sensible que le sommet. Or, une différence suffisante ne s'est manifestée, dans mes expériences, que dans les tiges de *Galium Mollugo,* et parfois dans les hypocotyles de *Helianthus annuus;* certains des échantillons de la figure 2 portent la trace de ce phénomène.

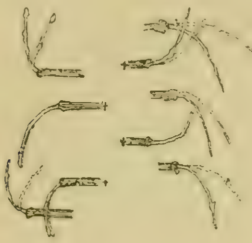


Fig. 8. — Rameaux de *Lysimachia Nummularia* intacts et décapités (marqués d'une croix). — En trait plein, la position initiale; en trait pointillé, la position après vingt-neuf heures.

C. — *Partie proximale à sensibilité nulle.*

α) *Racines.* — Fixons horizontalement une plantule par la pointe de sa racine. Le sommet, géesthésique, va commander à la zone de croissance d'effectuer une courbure à concavité inférieure; la base de la radicule va donc être portée vers le bas. Seulement nous savons que tout ce qui est en deçà de la zone de croissance est insensible à la pesanteur, de sorte qu'aucun ordre émanant de la portion adulte de la racine ne pourra aller contre-balancer les ordres de courbure qui continuent à arriver de la pointe, restée dans sa position vicieuse (fig. 9). Le mouvement de courbure ne s'arrêtera donc jamais et la plantule va tourner sans répit. Bientôt les cotylédons s'étalent, et ces organes, qui sont anagéotropiques, entraînés malgré eux dans la rotation que leur imprime la pointe de la racine, doivent se courber sans relâche pour maintenir leur verticalité (fig. 9, position 11; fig. 13, position 7). Mais les ordres émanés des cotylédons et de l'hypocotyle ne vont pas au delà de la zone de croissance de ce dernier; ils ne peuvent pas, à travers les cellules de la racine adulte, pénétrer jusqu'à la région de croissance de la racine, de sorte qu'ils sont incapables d'aller s'opposer aux ordres partant de la pointe.

La plantule de la figure 9 avait été mal attachée : la pointe n'était pas complètement immobilisée dans le plâtre. Il en résulta que, pendant les premières heures, la pointe put s'incliner vers le bas sans que la portion adulte de la racine subît la moindre courbure tropique; elle ne montre que des nutations (positions 2 à 6). Ce n'est que plus tard, quand la pointe s'immobilisa elle-même dans une direction horizontale, que la courbure de la zone motrice se manifesta dans les régions adultes (positions 7 à 13).

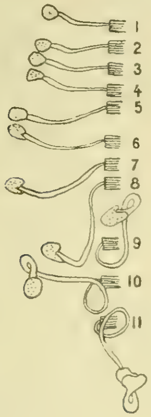


FIG. 9. — Plantule d'*Ipomaea tricolor* fixée par la pointe de la radicule. — 1, position initiale; — 2, après quatre heures; — 3, après six heures; — 4, après sept heures; — 5, après vingt heures; — 6, après vingt-cinq heures; — 7, après trente-deux heures; — 8, après quarante-quatre heures; — 9, après soixante-huit heures; — 10, après quatre-vingt-treize heures; — 11, après cent cinquante-deux heures (six jours et huit heures).

β) *Plantules des Panicoïdées.* — M. Rothert (1894) nous a fait connaître un autre organe où la séparation de la sensibliité et de la motricité est tout aussi marquée que dans la racine. C'est le cotylédon et l'hypocotyle des Panicoïdées : le cotylédon est exclusivement sensible; l'hypocotyle est exclusivement moteur. Lorsque des plantules de *Panicum miliaceum* sont fixées par la pointe du cotylédon (fig. 10), l'hypocotyle se courbe vers le haut, et la courbure ne s'arrête jamais, tout comme pour les racines. (Voir aussi les figures données par M. Fr. Darwin, 1899.)

Dans nos expériences, les cotylédons de Panicoïdées et les racines n'atteignent donc jamais la position d'équilibre. Mais, contrairement à ce que nous avons vu pour les rameaux de *Lysimachia* fixés sur le plateau vertical d'un clinostat et éclairés par le haut, où le défaut de position d'équilibre tient à l'absence de réaction (p. 18), ici la réaction s'effectue, mais elle a beau se continuer, jamais elle n'amène la position d'équilibre.

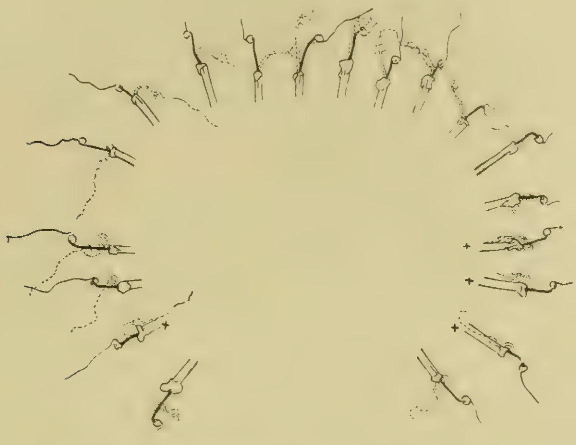


FIG. 10. — Plantules de *Panicum miliaceum* fixées par la pointe du cotylédon. — En trait plein, la position initiale; en trait pointillé, la position après trois jours. — Les individus marqués d'une croix ont buté contre le chaume et ont été arrêtés.

γ) *Autres exemples d'organes qui n'atteignent jamais la position d'équilibre.* — Connaissons-nous d'autres exemples de réactions qui ne se terminent pas par une position d'équilibre?

Voici d'abord un cas où c'est également un tropisme qui est en jeu. Darwin (1882) a montré l'exquise sensibilité tactile de la racine : quand une racine touche un corps résistant, elle en éloigne sa pointe; mais si le corps touché est attaché à la racine, celle-ci va continuer à se courber sans répit, fuyant toujours le corps qui s'accroche à elle. (Voir Darwin, fig. 65, p. 134; fig. 67, p. 163; fig. 69, p. 181.)

La croissance en longueur offre des exemples analogues. Tout le monde sait que les feuilles flottantes des Nymphéacées, d'*Hydrocharis*, etc., allongent leur pétiole vers le haut jusqu'à ce qu'elles rencontrent la surface libre du liquide : si la surface est trop éloignée, le pétiole, malgré un allongement démesuré, ne pourra jamais amener le limbe à la surface, le seul niveau où il soit en équilibre.

Les plantules de *Nymphaea alba* (Massart, 1894, p. 192) présentent un cas du même genre. Lorsque les graines germent sous la vase, le premier entrenœud de l'épicotyle s'accroît jusqu'à ce qu'il ait amené son bourgeon terminal à la lumière au-dessus de la vase. Mais il ne faut pas que l'épaisseur de la vase dépasse 30 centimètres ; sinon les réserves contenues dans les cotylédons hypogés sont insuffisantes, et la plantule, malgré tous les efforts qu'elle a faits pour atteindre sa position d'équilibre, meurt avant d'y avoir réussi.

J'ai fait des constatations analogues sur des plantules de Commélinacées (*Tinantia fugax* et *Commelina coelestis*). Dans les conditions naturelles, ces plantules allongent leur cotylédon vers le haut jusqu'à ce qu'il ait percé le sol et soit arrivé à la lumière : la position d'équilibre étant alors atteinte, la croissance s'arrête. — Des graines furent semées à diverses profondeurs entre deux lames de verre longues de 60 centimètres et laissant entre elles un espace de 15 millimètres. Les expériences furent mises à l'obscurité et arrosées régulièrement. Lorsque les plantules eurent une dizaine de centimètres de longueur, une des expériences de chaque espèce fut exposée à la lumière : la croissance s'arrêta et les plantules verdirent. Celles qui étaient restées à l'obscurité s'allongèrent indéfiniment jusqu'à complète utilisation de toutes les réserves.

D. — *Essais d'insensibilisation de la partie proximale.*

Il est évident que si l'on parvenait à priver de sa sensibilité à la pesanteur, la portion proximale d'un organe fixé par son sommet — ou si l'on pouvait faire de même pour la partie distale d'un organe fixé par la base, — on réaliserait artificiellement un système analogue à celui qui existe dans une plantule de Panicoïdée ou dans une racine. Comme la portion distale des tiges est la plus sensible, c'est à la portion proximale que j'essayais d'enlever la géesthésie.

α) Destruction des tissus superficiels. — Diverses tentatives d'insensibilisation par destruction des tissus superficiels furent faites avec des tiges de *Saponaria officinalis* et de *Helianthus tuberosus*, ainsi qu'avec des feuilles de *Trapa natans* dont le pétiole était plus ou moins complètement raclé. Jamais je n'obtins de résultat satisfaisant.

L'insuccès constant de ces expériences se comprend, quand on songe que je devais nécessairement laisser intacte la zone motrice. Or, la sensibilité de la région de croissance suffit, à elle seule, à empêcher que les ordres venant de la pointe ne continuent à être exécutés, dès que la position d'équilibre de la région de croissance est atteinte : malgré sa brièveté, la partie redressée peut donc contre-balancer l'influence du sommet. Il résulte de ceci que dans les expériences représentées par les figures 2, 3 et 6, il est superflu de laisser les bouts libres des organes aussi longs qu'ils le sont : les excitations qui font échec aux ordres venant du sommet, ne sont pas celles qui dérivent des entrenœuds basilaires, mais uniquement celles des entrenœuds les plus voisins de la courbure, et même celles des portions comprises dans la courbure. Un long organe n'a donc pas une influence tropagogue (provoquant un tropisme) supérieure à celle d'un court tronçon de cet organe.

En somme, quand on y réfléchit, on comprend qu'il en soit ainsi. Sinon il suffirait de raccourcir progressivement la partie libre d'un rameau de *Lysimachia* attaché par le sommet, pour voir cette partie libre devenir de plus en plus oblique au delà de la verticale ; ce qui n'est pas.

Les expériences faites avec les rameaux privés d'écorce ou avec des bouts très courts, montrent donc que le géotropisme des entrenœuds situés loin de la zone de croissance n'influence pas la courbure qui s'effectue dans cette zone. Inversement, l'expérience montre que les ordres de courbure venant du sommet ne vont pas plus loin que la région de croissance. Ainsi, ils n'empêchent pas le redressement géotropique des entrenœuds éloignés : la portion adulte d'un rameau de *Lysimachia* ne reste pas indéfiniment dans la position qu'indique la figure 6 B ; petit à petit les entrenœuds âgés se redressent, comme on le voit déjà un peu dans la figure 6 C, et finalement, il y a, au delà de la zone de forte courbure, une grande portion du rameau qui est devenue tout à fait verticale.

Tous ces résultats expérimentaux indiquent nettement que les nœuds adultes ne reçoivent leurs impulsions que des entrenœuds voisins, tandis que la zone de croissance centralise toutes les sensations des parties jeunes et les extériorise par une réaction unique.

β) *Action localisée de l'éther.* — Voici comment l'expérience était disposée : des hypocotyles de *Helianthus tuberosus* et des rameaux de *Lysimachia Nummularia* sont fixés par le sommet dans un bloc de plâtre, et placés dans un cristallisoir peu profond. Bientôt les bases des organes se relèvent et sortent de l'eau. Je leur laisse le temps de bien prendre la position d'équilibre, puis, à l'aide d'une trompe, je fais passer sur les portions relevées un courant d'air chargé de vapeurs d'éther. En même temps, pour éviter que l'éther qui se dissout dans l'eau, n'aille anesthésier les sommets et les zones de croissance, j'établis un rapide courant d'eau dans le cristallisoir.

Il me paraît certain que les entrenœuds adultes étaient complètement anesthésiés; ainsi, les racines adventives, souvent nombreuses, cessaient de croître. Pourtant je n'obtins jamais aucun résultat appréciable, sans doute parce que, tout comme dans les expériences précédentes, la région de croissance continuait à sentir la pesanteur.

3. — Influence de la direction de la partie la plus sensible sur la position d'équilibre et sur la vitesse de la courbure.

La position d'équilibre d'un organe inégalement géesthésique, fixé par la pointe, est intermédiaire entre celle que prendrait la partie libre si elle était isolée, et celle que tend à lui imprimer le sommet, maintenu dans une situation vicieuse et envoyant donc sans relâche à la région de croissance des ordres de courbure.

Nous avons déjà vu qu'une forte obliquité de la portion basilaire au delà de la verticale indique que la partie fixée est beaucoup plus géotropique que la partie libre. Pour un même organe, par exemple un rameau de *Lysimachia Nummularia*, l'obliquité est-elle invariable? Nullement : elle doit être d'autant plus grande que les ordres de courbure sont plus pressants. Mais comment faire varier la valeur de ceux-ci? Il suffit de changer la direction du sommet, puisque nous savons que le géotropisme dépend de l'angle que l'organe fait avec la verticale. Donc l'obliquité de la partie proximale va nous permettre de mesurer l'efficacité des diverses directions.

Ce procédé de mesure ne s'applique qu'aux organes dont le sommet est beaucoup plus géesthésique que la base. Il faut employer un autre moyen pour apprécier l'influence de la direction chez les organes dont la partie mobile, étant insensible, ne possède pas d'équilibre réactionnel, et chez ceux dont la portion mobile, trop sensible, devient verticale quelle que soit la position du sommet. Nous avons appris, surtout depuis les remarquables expériences de M. Czapek (1895, p. 301, et 1898, p. 191), qu'il y a une relation entre l'intensité de l'excitation et le temps de latence, c'est-à-dire le temps qui s'écoule entre la fin de l'excitation et le début de la réaction visible. Or, si l'angle formé avec la verticale a une influence sur l'excitation, nous verrons dans nos expériences que la courbure débutera plus ou moins vite, suivant que le sommet est dans une direction plus ou moins favorable [1].

Les deux séries d'expériences ont donné des résultats sensiblement concordants. Il est évident que dans des recherches de ce genre, on ne peut pas compter sur une concordance absolue, à cause des grandes différences individuelles qui existent entre les organismes qui sont mis en expérience en même temps. Toutefois, je pense que mes résultats se rapprochent plus de la vérité que ceux des autres auteurs, puisque je comparais chaque fois une quinzaine ou une vingtaine d'organes qui, après avoir été cultivés côte à côte, étaient ensuite placés exactement dans les mêmes conditions depuis le début de l'expérience jusqu'à la fin.

Sachs (1873, p. 454, et 1879, p. 240) et après lui M^{lle} Bateson et M. Fr. Darwin (1888, p. 65) ont observé que l'excitation maximale se produit quand la plante est horizontale. M. Czapek (1895, p. 283, et 1898, p. 193) trouve, au contraire, que la position la plus efficace est celle dans laquelle la plante fait avec la verticale un angle de 135° — la pointe étant vers le haut, quand il s'agit de racines, — et vers le bas, pour les tiges. S'il en est ainsi, l'organe retourné complètement — une racine la pointe en haut, ou une tige la pointe en bas — doit réagir plus fortement que le même organe dans la position naturelle. M. Fr. Darwin (1899, p. 574) croit, en effet, avoir observé qu'il en est ainsi.

Toutes mes expériences montrent que l'excitation est la plus forte quand l'organe est horizontal, et que l'excitation est la même dans la position verticale vers le haut et dans la position verticale vers le bas.

---

[1] Ce n'est pas à proprement parler le temps de latence que nous mesurons, puisque l'excitant continue à agir.

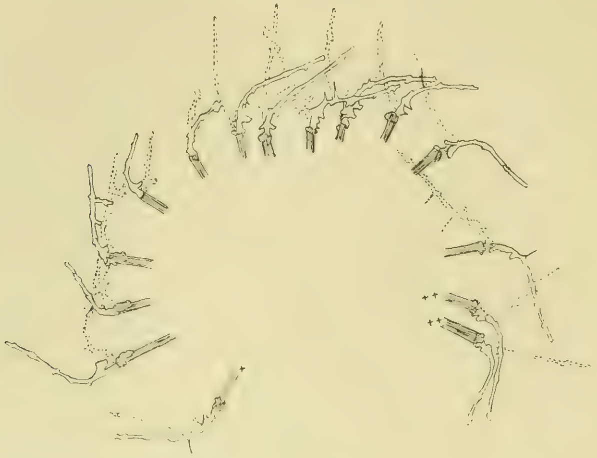


Fig. 11. — Rameaux de *Lysimachia Nummularia* fixés par le sommet dans toutes les directions. — En trait plein, la position initiale; en trait pointillé, la position après quarante-quatre heures. — Les rameaux marqués de croix ne sont pas encore dans la position d'équilibre; les rameaux inférieurs n'étaient pas nets sur le cliché.

Les rameaux de *Lysimachia Nummularia* qui devaient servir à ces expériences étaient d'abord placés sous l'eau dans la position naturelle jusqu'à ce que le sommet fût bien redressé à angle droit, sans que les entrenœuds adultes eussent commencé à se relever. Alors seulement les rameaux étaient mis en expérience (fig. 11), c'est-à-dire que je les fixais par le sommet dans des chaumes (à l'aide de plâtre), en ayant soin de les mettre tous dans le même plan. Les premiers rameaux qui bougent sont ceux qui sont sur les deux côtés de l'appareil, et dont la pointe est donc à peu près horizontale. Ce sont les mêmes qui, plus tard, quand tous les rameaux ont atteint la position d'équilibre, dépassent le plus la verticale. Quant aux rameaux à pointe verticale, tous commencent à se courber en même temps, et dans la position d'équilibre leur portion proximale est simplement verticale. Remarquons pourtant que ceux d'en haut ont leur pointe tournée vers le bas, tandis que ceux d'en bas ont leur pointe dans la direction naturelle.

Les rameaux dont la pointe était dirigée obliquement vers le haut (+ et ++) sont en retard et n'ont pas encore atteint la position d'équilibre. La légère avance des rameaux ++ sur le rameau + tient au nastisme : celui-ci favorise le tropisme dans les rameaux ++, tandis qu'il le contrarie dans le rameau +. Dès que l'excitation tropagogue est suffisante (rameaux horizontaux), ce retard ne se remarque plus.

L'influence de la direction sur la vitesse de réaction ressort d'un grand nombre d'expériences, les unes faites avec des organes à portion proximale très géesthésique (hypocotyles de *Brassica* et de *Helianthus*), les autres, avec des organes dont la portion proximale est insensible (radicule d'*Ipomaea tricolor*, cotylédon de *Panicum*). La figure 1 (p. 4) montre un cas de ce genre.

4. — Sens de la courbure.

Le sens de la courbure géotropique peut être défini par l'orientation de la concavité (ou de la convexité) par rapport à la verticale :

Chez les organes à géotropisme ascendant (« négatif »), la concavité regarde le haut; chez les organes à géotropisme descendant (« positif »), elle regarde le bas [1].

En examinant les figures 2, 10 et 12, on constate que la courbure s'effectue toujours dans le sens prévu, même quand l'angle que l'organe fait avec la verticale est très faible.

La figure 13 est encore plus démonstrative. L'angle y est extrêmement petit; pourtant, la courbure se produit.

Les plantules marquées d'une croix, et celles marquées de deux croix dans la figure 12, sont toutes à peu près verticales. Les supérieures (+) sont presque dans la position naturelle; les inférieures (++ sont retournées. Cette différence de position ne détermine aucune différence dans la réaction; celle-ci dépend uniquement de l'obliquité, de telle sorte que les plantules du haut, qui étaient à peu près dans la bonne position, s'en écartent de plus en plus, à la poursuite d'un état d'équilibre chimérique. Le même phénomène se présente pour les tiges et pour les feuilles. Attachez une tige par son sommet et placez-la aussi verticale que possible dans sa position naturelle ; ou bien attachez une feuille par son limbe, face supérieure en haut..., toujours vous verrez la portion basilaire ou le pétiole se relever, grâce à leur géesthésie, et se mettre à la recherche d'un équilibre qui ne sera atteint que lorsque la portion mobile aura la tête en bas.

---

[1] Mes recherches sur les organes diagéotropiques ne sont pas assez nombreuses pour que j'en tire des conclusions.

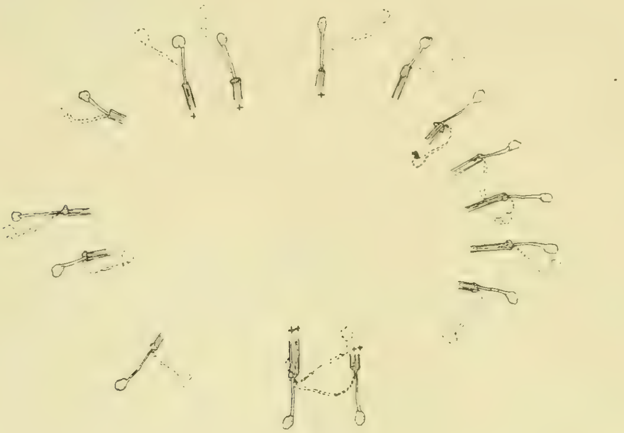


Fig. 12. — Plantules d'*Ipomaea tricolor* fixées par la pointe de la radicule. — En trait plein, la position initiale; en trait pointillé, la position après vingt et une heures.

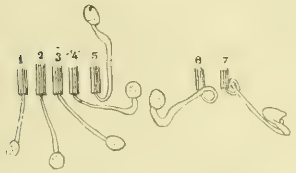


Fig. 13. — Plantule d'*Ipomaea tricolor,* fixée par la pointe de la radicule. — 1, position initiale; — 2, après huit heures; — 3, après trente-deux heures; — 4, après quarante-quatre heures ; — 5, après cinquante-cinq heures; — 6, après septante-neuf heures; — 7, après cent dix-sept heures.

Enfin, le sens de la courbure dépend uniquement de la direction de la partie la plus géesthésique. On le voit très bien dans la figure 11. Il est évident que dans les rameaux + +, le géotropisme de la portion adulte et celui du sommet doivent avoir des sens opposés, mais la courbure résultante est celle qui est déterminée par le sommet. L'expérience représentée dans la figure 14 est intéressante à plus d'un égard. Des hypocotyles de *Helianthus* furent fixés par le sommet dans toutes les directions, ainsi que l'indique la figure 2. Lorsque les organes furent tous verticaux, ou dépassant légèrement la verticale, l'appareil fut retourné. Les portions basilaires des hypocotyles sont maintenant dirigées vers le bas, c'est-à-dire dans la direction naturelle. Tous les organes se relèvent, d'un mouvement qui est d'autant plus accentué que l'obliquité du sommet est plus grande. Chose plus intéressante, tous se sont courbés vers le dehors : sans se préoccuper des petits angles que fait la portion libre avec la verticale, chaque hypocotyle a suivi uniquement les impulsions venant du sommet légèrement plus géesthésique.

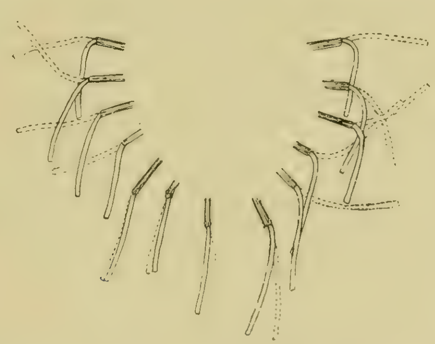


Fig. 14. — Hypocotyles de *Helianthus annuus*, fixés par le sommet, qui, après avoir atteint la position d'équilibre, furent tous retournés. — En trait plein, la position aussitôt après le retournement; en trait pointillé, la position vingt et une heures plus tard.

On voit donc que le sens de la courbure est exclusivement déterminé par la direction de la portion la plus sensible. Jamais je n'ai observé d'exception à cette règle, et je ne connais dans la bibliographie qu'un seul fait qui soit en contradiction avec elle. C'est un cas signalé par M. Czapek (1895, pl. X, fig. 1 et 2) : une racine, dont la pointe est déviée horizontalement dans un petit capuchon en verre, exécute une courbure qui est *concave vers le haut*, de façon à remettre la pointe dans la bonne position. Je ne me charge pas d'expliquer ce cas exceptionnel.

5. — Résumé et conclusions.

La position d'équilibre est amenée par le conflit ou la collaboration de multiples facteurs : nastisme, géotropisme, phototropisme...

De nombreux organes ne sont pas réellement en équilibre. Ainsi les rameaux couchés de *Lysimachia Nummularia* tendent sans cesse à se relever; seulement, comme ils sont privés de zone motrice, ils sont maintenus de force dans une direction qui, tout en étant favorable à l'ensemble de l'individu, n'est pourtant pas celle que le rameau prendrait s'il était libre de ses mouvements. Mais si, pour une raison quelconque, un rameau adulte redevient libre, il quitte aussitôt la position que lui imposait l'ensemble de la plante et il se met à chercher la position d'équilibre qui s'accorde avec son irritabilité propre.

Quand on fixe par la pointe un organe dont la portion proximale n'est pas géesthésique, les ordres de courbure venant du sommet ne rencontrent aucune opposition, et la portion proximale est forcée de tourner sans répit.

Un organe qui est fixé par le sommet, autant que possible dans la direction naturelle (la racine avec la pointe en bas, la tige avec la pointe en haut), effectue néanmoins une courbure qui va l'écarter de plus en plus de la bonne position.

6. — Bibliographie.

J. Baranetzky, *Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen.* (Flora, 1901, Bd LXXXIX.)

A. Bateson and Fr. Darwin, *On a method of studying Geotropism.* (Ann. of Bot., 1888, vol. II.)

Fr. Czapek, *Untersuchungen über Geotropismus.* (Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd XXVII, S. 243.)

— *Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen.* (Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, Bd XXXII, S. 175.)

Ch. Darwin, *La faculté motrice dans les plantes.* 1882. Trad. française.

Fr. Darwin, *On Geotropism and the Localization of the Sensitive Region.* (Ann. of Bot., 1899, vol. XIII.)

FR. DARWIN, *Preliminary note on the function of the root-tip in relation to geotropism.* (PROC. CAMBRIDGE PHIL. SOC., 1901, vol. XI, pl. II.)

H. DE VRIES, *Ueber einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile.* (ARB. D BOT. INST. ZU WÜRZBURG, 1872, Bd I, S. 238.)

J. MASSART, *La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale.* (SOC. ROY. BOT. BELG., 1894, t. XXXIII.)

L. ROTHERT, *Ueber Heliotropismus.* (BEITR. Z. BIOL. D. PFLANZEN, 1894, Bd VII, S. 1.)

J. SACHS, *Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln* (ARB. D. BOT. INST. ZU WÜRZBURG, 1873 und 1874, Bd I, SS. 385 und 584.)

— *Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile.* (IBIDEM, 1879, Bd II, S. 226.)

H. VÖCHTING, *Ueber Bewegungen der Blüthen und Früchte.* Bonn, 1882.

— *Ueber die Lichtstellung der Laubblätter.* (BOT. ZEIT., 1888, S. 501.)

II

L'inégale croissance en épaisseur des *Ficus* grimpants et de quelques autres plantes.

Pendant que j'étais à Java en 1894-1895, je fus souvent frappé des particularités très curieuses que présentaient les tiges, fixées à des troncs d'arbres, des *Ficus* à racines-crampons : elles sont soudées ensemble à tous les points de contact; elles ont un accroissement en épaisseur très inégal; enfin, leur face antérieure porte des racines adventives qui se courbent aussitôt en arrière.

La soudure des branches est intéressante en ce qu'elle se produit entre des membres déjà âgés, dont le cambium libéroligneux et le phellogène fonctionnent activement : la simple pression des branches les unes sur les autres (sans aucun frottement) amène la résorption du périderme, puis de l'écorce, enfin du liber, jusqu'à ce que les cambiums des deux rameaux se confondent.

Laissant de côté pour le moment ces phénomènes de soudure, je me propose d'étudier l'inégal épaississement des branches et les propriétés des racines adventives.

Le plus grand nombre des observations ont été faites dans les serres du Jardin botanique de Bruxelles sur quatre espèces (ou variétés) de *Ficus* grimpants; ils y portent les noms de *F. microphylla*, *F. repens*, *F. radicans* et *F. barbata*. Comme c'est du *F. repens* qu'il y a les individus les plus nombreux et les plus grands, je l'ai utilisé de préférence : il couvre dans plusieurs serres des murs hauts d'environ 2 mètres et longs d'une vingtaine de mètres.

1. — STRUCTURE PRIMAIRE ET STRUCTURE SECONDAIRE DE LA TIGE.

Les rameaux attachés sont dorsiventraux [1]; leurs feuilles, à deux moitiés inégales, sont toutes dirigées vers la face antérieure. A l'état jeune, ils sont nettement aplatis d'avant en arrière. La coupe transversale montre (fig. 1 A) que l'épiderme, l'écorce, le péricycle et les faisceaux ont les mêmes dimensions et les mêmes caractères anatomiques tout autour de la jeune tige : l'aplatissement dépend uniquement de la moelle : celle-ci a le diamètre transversal 1.6 à 2 fois aussi grand que le diamètre antéro-postérieur. Le sens de cet aplatissement tient à des causes internes et n'est nullement influencé par ses facteurs externes; il est déterminé par la position du rameau sur la branche mère : le grand axe du rameau axillaire et celui de la tige principale sont toujours dans le même plan.

L'égalité des faisceaux disparaît dès que le cambium se met à former de nouvelles couches de bois et de liber. En avant, ces couches sont très minces; le plus souvent, on dirait au premier abord qu'elles y font défaut et que les faisceaux y ont gardé la structure primaire, mais une observation attentive fait pourtant toujours découvrir quelques cellules produites par l'activité cambiale. Dans la moitié postérieure [2], les couches de bois et de liber secondaire sont au contraire fort épaisses (fig. 1 B). C'est l'inégal développement du bois qui se remarque en premier lieu; mais quand on y regarde de près, on constate que l'asymétrie est tout aussi prononcée dans le liber. Quant à l'écorce, elle a gardé son épaisseur uniforme. Le liège non plus, contrairement à ce qui a lieu d'habitude (voir Douliot, 1889, p. 392), n'est pas plus épais sur la face éclairée que sur la face postérieure.

---

[1] Dans les serres de Bruxelles, les plantes ne deviennent jamais assez grandes pour produire les rameaux non attachés, à feuilles symétriques, sur lesquelles naissent les fleurs. A Java, ces rameaux se voient fréquemment; ils ont un épaississement symétrique, normal.

[2] D'après M. Strasburger (1891, p. 206), dont l'assertion est reproduite par M. Schenck (1893, p. 46), c'est la face tournée vers la lumière qui s'accroît davantage. Il y a évidemment là un simple *lapsus*.

La forme de la coupe transversale varie un peu suivant les espèces; mais elle dépend surtout de la façon dont la plante a vécu : le contour est tout à fait différent sur une branche libre (fig. 1) et sur une branche fixée (fig. 2). Dans la première, la section est ovalaire, avec le petit bout, antérieur, correspondant à la moitié restée mince de la tige primitive. Au contraire, lorsque la branche est attachée à un support résistant, la section devient plus ou moins elliptique à grand axe transversal : la portion mince des couches se trouve au milieu de la face antérieure et forme une crête longitudinale sur la tige vue de devant (voir la note suivante, fig. 4, p. 54). Il est facile de s'assurer que dans la branche fixée, — tout comme dans celle qui est libre, — c'est l'épaississement prépondérant des faisceaux de la moitié postérieure qui détermine l'asymétrie. Seulement ces faisceaux n'ont pas pu s'accroître directement en arrière : la pression contre le support les a forcés à s'étaler vers les côtés.

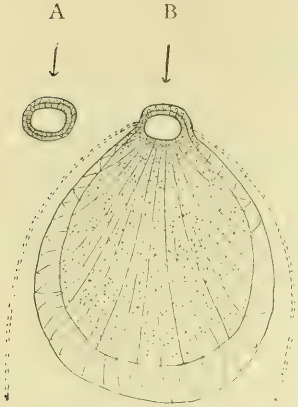


Fig. 1. — *Ficus repens*, branche non attachée. — A, structure primaire. — B, structure secondaire. — Les flèches indiquent la direction de la lumière. — Les lignes pointillées représentent des racines adhésives tardives.

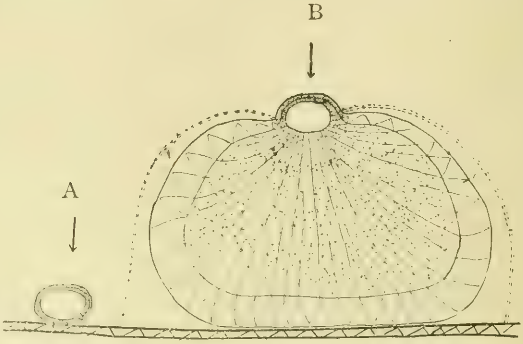


Fig. 2. — *Ficus repens*, branche attachée à un mur. — A, structure primaire. — B, structure secondaire. — Les flèches indiquent la direction de la lumière. — Les lignes pointillées représentent des racines adhésives tardives.

L'inégal fonctionnement du cambium s'observe aussi dans les racines nourricières du *Ficus*, racines qui descendent verticalement des branches, jusque dans le sol où elles se ramifient. La différence entre la moitié antérieure et la moitié postérieure de la racine (fig. 3 A) est moins marquée que dans les rameaux. L'excentricité de la structure de la racine disparaît complètement dans la portion enterrée (fig. 3 B).

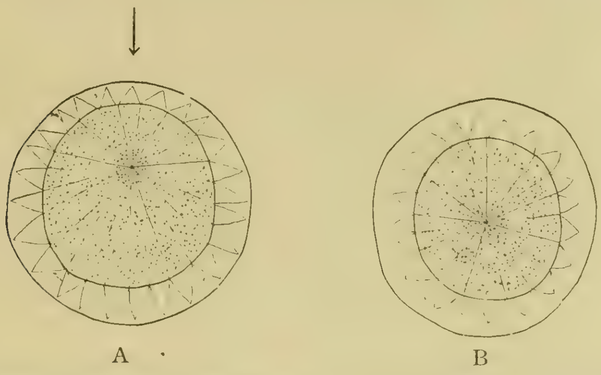


FIG. 3. — Racine nourricière de *Ficus repens*. — A, portion aérienne : la flèche indique la direction de la lumière. — B, portion souterraine (1 centimètre dans le sol) de la même racine.

2. — LA LUMIÈRE COMME EXCITANT DE L'INÉGAL ACCROISSEMENT.

Les observations comparatives que nous venons de faire sur les rameaux libres et sur les rameaux attachés montrent déjà que le contact n'est pas du tout l'excitant vis-à-vis duquel le *Ficus repens* réagit par l'inégal accroissement des faisceaux. Loin de là; la pression gêne plutôt la croissance, ainsi qu'on peut s'en assurer en examinant les figures 1 et 2.

C'est la lumière seule qui agit comme excitant. Rien ne montre mieux son influence exclusive que l'excentricité si prononcée des rameaux tout à fait libres, mais soumis à des éclairements différents sur les faces opposées (fig. 1).

La position des rameaux et des racines nourricières par rapport à la verticale n'a aucune importance. Toutes les conditions d'éclairement étant les mêmes, les organes ont toujours la même structure quelle que soit leur direction : qu'ils soient dressés, pendants, horizontaux ou obliques. Peut-être la distribution asymétrique de l'humidité atmosphérique a-t-elle une influence; mais il ne m'a pas été possible de l'étudier.

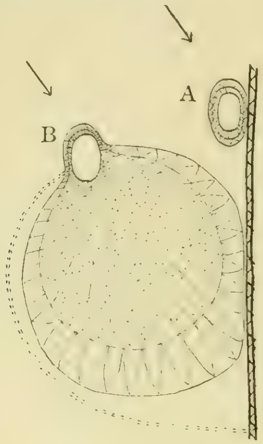


Fig. 4. — *Ficus repens*, branche attachée à un mur. — A, structure primaire. — B, structure secondaire. — Les flèches indiquent la direction de la lumière. — La ligne pointillée représente une racine adhésive tardive.

Quant aux facteurs internes, leur action est certainement nulle. A première vue, on imaginerait volontiers que l'épaississement maximal siège toujours sur la face ventrale de la tige dorsiventrale aplatie; ce seraient alors des facteurs internes qui décideraient, sinon de l'apparition de l'excentricité, au moins de son orientation. Mais l'observation montre bientôt que ce n'est pas nécessairement la face postérieure qui s'accroît le plus : la position des faisceaux à croissance prépondérante est déterminée exclusivement par la direction des rayons lumineux, et les propriétés internes de la tige n'interviennent en rien.

Ainsi, la tige représentée figure 4 avait une direction horizontale le long d'un mur et recevait obliquement une lumière antéro-supérieure : on voit que l'épaississement siège surtout dans les faisceaux postéro-inférieurs.

3. — CONDITIONS QUE DOIT REMPLIR L'EXCITANT.

Dans la nature, les tiges dorsiventrales de *Ficus* sont toutes attachées ; elles ne reçoivent donc de lumière que sur la face antérieure. Nous venons de voir que la face éclairée ne s'accroît guère, tandis que la face opposée prend un développement considérable. Pour que la croissance de la face éclairée soit empêchée au profit de sa rivale, il n'est pas nécessaire qu'elle soit exposée directement au soleil : une lumière très faible — telle que celle qui s'infiltre dans le sous-bois de la forêt vierge équatoriale ou celle qui parvient aux plantes cultivées sous les tablettes dans les serres chaudes — est tout aussi efficace que la lumière solaire directe. Ajoutons tout de suite que la différence d'éclairement entre les deux faces opposées reste très grande, même quand la face antérieure ne reçoit qu'une lumière très faible, puisque la face postérieure, pressée contre le support, est à l'obscurité complète.

Mais une aussi grande inégalité lumineuse n'est pas une condition indispensable pour que la réaction se manifeste. Les rameaux qui pendent à une dizaine de centimètres au-devant du mur ont une structure tout aussi excentrique que ceux qui sont fixés ; pourtant il est certain que leur face postérieure est éclairée d'une façon sensible (fig. 1).

Les seuls rameaux dont les faisceaux s'accroissent d'une manière symétrique, et chez lesquels la moelle garde sa situation centrale, sont ceux qui sont éclairés à peu près également de tous les côtés. Cette condition est réalisée pour des rameaux qui, après avoir grimpé le long du mur de la serre, s'attachent à la charpente du vitrage et pendent ensuite loin de toute muraille. De telles branches gardent une structure symétrique : leur cambium fonctionne d'une façon égale tout autour du bois primitif. Même l'aplatissement de la tige jeune finit par s'effacer lors de l'accroissement en épaisseur. La lumière, même très forte, n'empêche donc pas le fonctionnement cambial. D'autre part, les figures 3 A et 3 B montrent que l'obscurité uniforme n'active pas le fonctionnement cambial, puisque la portion souterraine des faisceaux n'est pas plus épaisse que la portion aérienne.

En nous appuyant sur ces observations, nous pouvons maintenant essayer d'analyser le phénomène et de préciser la nature de la réaction.

4. — Nature de la réaction.

Au point de vue réactionnel, l'inégale croissance en épaisseur des *Ficus* n'est pas du tout comparable à l'inégale croissance en longueur que présente une tige, suivant qu'elle est éclairée ou obscurcie. Il est bien vrai que la tige s'allonge beaucoup plus à l'obscurité qu'à la lumière; mais c'est vis-à-vis de l'intensité de la lumière qu'elle réagit. Si c'était également l'intensité lumineuse qui agit comme excitant sur la croissance en épaisseur des *Ficus*, nous devrions voir qu'un organe fortement éclairé de toutes parts ne s'épaissit guère et qu'un organe placé à l'obscurité devient très gros. Or, nous avons appris qu'il n'en est pas ainsi : l'un et l'autre s'épaississent à peu près de la même façon.

L'accroissement excentrique peut être comparé à un tropisme. Plaçons une plante, que nous supposerons privée de géotropisme, entre deux foyers lumineux; elle ne se courbe vers la lumière la plus forte que s'il y a une certaine différence entre les deux lumières. Mais dès que cette différence minimale est atteinte, la réaction s'accomplit; et si la plante reste indéfiniment entre les deux lumières, la courbure finale sera aussi accusée que si l'inégalité des lumières avait été beaucoup plus grande. D'autre part, nous savons, d'après la loi de Weber, que la plus petite différence efficace des deux lumières — leur constante proportionnelle — est proportionnelle à l'intensité lumineuse, quelle qu'en soit l'intensité absolue.

En résumé, dans le cas du phototropisme, la réaction est ou nulle, ou maximale : nulle, au-dessous de la constante proportionnelle; maximale, au-dessus, quelle que soit l'intensité absolue des lumières. N'en est-il pas exactement de même pour la croissance excentrique des *Ficus?* D'après ce que nous avons vu précédemment : 1° la réaction ne se manifeste que s'il y a une différence suffisante dans l'éclairement des deux faces opposées; 2° elle est maximale dès que la constante proportionnelle (encore indéterminée) est atteinte, quelle que soit la différence d'éclairement des deux faces et quelle que soit l'intensité de la lumière.

Dans le réflexe que nous étudions, l'excitant est donc un éclairement inégal qui détermine une modification quantitative (ou « interférence ») de la croissance. Cette interférence se manifeste par un *balancement* de la croissance en épaisseur, sans qu'il y ait eu de changement dans la valeur *totale* de la croissance. En effet, si nous comparons l'accroissement total : *a*) chez un organe fortement éclairé d'une manière symétrique, *b*) chez un organe exposé à une lumière unilatérale, et *c*) chez un organe mis à l'obscurité, nous constatons que cet accroissement est partout le même. Mais tandis que le premier et le dernier ont gardé la moelle au centre, le deuxième est devenu fortement excentrique. L'effet de la lumière unilatérale se traduit donc par une inégale répartition de la croissance.

Encore un dernier point, relatif à la manière dont les *Ficus* réagissent. Les observations faites sur les racines nourricières aériennes tout près du point où elles pénètrent en terre montrent que l'excentricité est localisée à la portion qui a reçu la lumière unilatérale. L'excitation ne se transmet donc pas de proche en proche jusque dans les portions non éclairées, et, d'autre part, la présence d'une portion excentrique n'agit pas comme excitant sur les portions voisines. Nous verrons plus loin que chez d'autres plantes, l'inégal épaississement peut se propager des portions excitées vers celles qui n'ont pas reçu l'excitation.

5. — QUELQUES AUTRES RÉACTIONS CARACTÉRISÉES PAR UN BALANCEMENT DE CROISSANCE. — NOMENCLATURE DE CES RÉFLEXES.

Il y a chez les Phanérogames pas mal de réactions modificatives qui consistent en un balancement de la croissance, sans que, dans l'ensemble, la croissance soit plus forte ou moins forte qu'en l'absence de réaction. L'exemple le plus connu est celui que M. Wiesner (1868) a désigné sous le nom d'*anisophyllie*. Sur les rameaux horizontaux ou obliques qui présentent cette réaction, les feuilles supérieures deviennent plus petites, les feuilles inférieures deviennent plus grandes que sur les rameaux verticaux, où les feuilles sont toutes égales. Nous avons donc affaire, ici également, à un balancement de croissance. Toutes les interférences qui sont caractérisées par un balancement pourraient être désignées par le terme *aniso*, et comme toutes celles que nous connaissons consistent en une modification de la croissance, on les appellerait des *anisauxoses*. Tantôt la croissance tout entière est influencée, comme c'est le cas pour les feuilles, et alors on appliquerait au phénomène le nom général d'anisauxose; tantôt, l'action est plus spécialisée : l'épaississement seul est modifié, comme pour les rameaux et les racines des *Ficus*, et il serait alors question d'*anisopachynose*. Enfin, pour suivre l'excellente tradition des botanistes, nous ferons un mot composé qui comprend le réflexe tout entier, depuis l'excitation jusqu'à la réaction. L'anisophyllie de M. Wiesner devient alors la *géanisauxose;* le phénomène que nous avons étudié chez les *Ficus* s'appellera *photanisopachynose*.

Il reste à définir un dernier point relatif à la nomenclature. Sur les rameaux qui montrent la géanisauxose, les feuilles les plus grandes sont vers le bas, c'est-à-dire que l'accroissement maximal siège du côté vers lequel la pesanteur tendrait à déplacer les feuilles. De même, sur les tiges des *Ficus*, l'épaississement le plus grand suit la même direction que les ondes lumineuses. Conformément à la règle que j'ai proposée [1] pour les réactions orientées par rapport à un excitant externe, nous désignerons la réaction que nous étudions par le terme de *photanisopachynose descendante*.

⁂

Après cette digression terminologique, revenons aux faits, et demandons-nous s'il y a des anisopachynoses autres que celle que nous avons analysée jusqu'ici.

Les *Ficus* ne sont pas les seules lianes à racines-crampons qui aient des rameaux excentriques. M. Schenck (1893, pl. III, fig. 23) figure une tige de *Marcgravia* qui offre les mêmes caractères. Tout le monde a pu observer qu'il en est de même pour les tiges de *Hedera Helix;* pourtant, toutes les variétés de Lierre ne se comportent pas d'une manière identique : certains Lierres à grandes feuilles, communément plantés contre les murs, gardent leurs tiges symétriques.

C'est également la lumière qui est l'excitant de l'anisopachynose chez le Lierre, et sans doute aussi chez *Marcgravia*. Mais les choses sont tout autres chez certains arbres et arbustes décrits par M. Wiesner (1883), par exemple chez *Tilia* et *Taxus*. Les rameaux horizontaux de ces végétaux deviennent excentriques : chez le Tilleul, c'est la face inférieure qui est prépondérante; chez l'If, la face supérieure. M. Wiesner a fait voir que la réaction est déterminée ici par la gravitation et aussi, d'une façon secondaire, par des excitants internes résultant de la position de la branche sur la branche plus âgée. Nous avons donc ici, d'une manière essentielle, de la géanisopachynose; elle est descendante chez *Taxus*, ascendante chez *Tilia*.

---

[1] *Essai de classification de réflexes non nerveux.* (Ann. Inst. Pasteur, juillet 1901). — Traduit dans *Biol. Centralblatt,* 1902. Réimprimé dans *Rec. Inst. bot. Brux.*, vol. V, 1902.

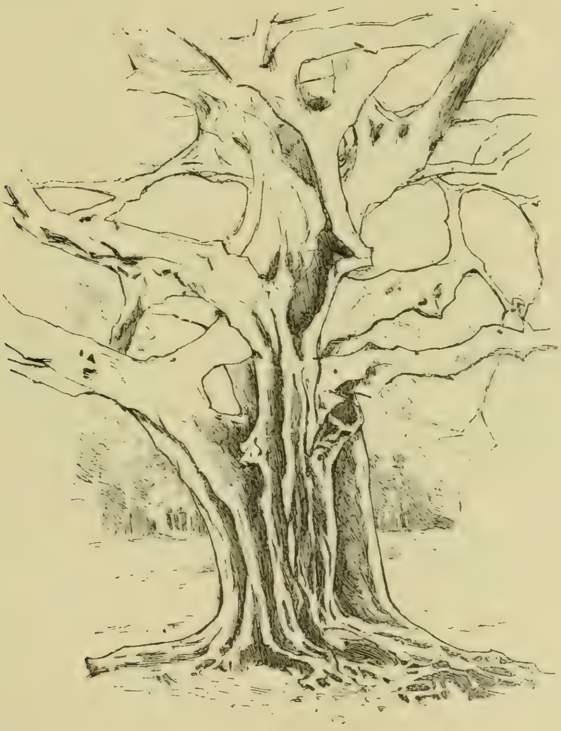


Fig. 5. — *Ficus Rumphii* (à Buitenzorg).
Les branches sont soudées ensemble à tous les points de contact.

Beaucoup plus prononcée est l'excentricité des branches et des racines de nombreux arbres équatoriaux qui sont cultivés dans le Jardin botanique de Buitenzorg, ou qui vivent à l'état sauvage dans la forêt de Tjibodas (Java).

Un exemple très frappant est offert par *Ficus Rumphii* (fig. 5). Toutes les branches de cet arbre sont fortement excentriques; la prépondérance de la face inférieure est si marquée, que les branches à direction horizontale ont une section transversale trois fois aussi haute que large. L'anisopachynose est sous la dépendance de la gravitation.

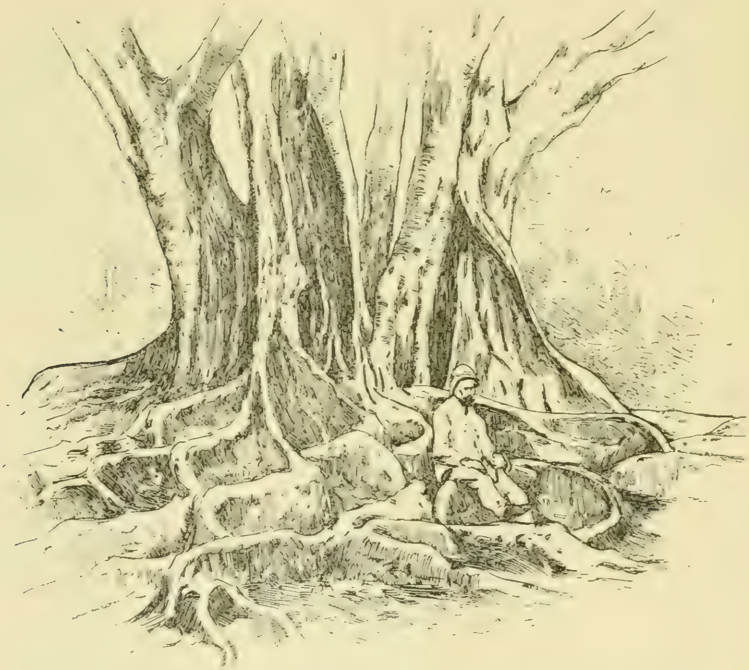


Fig. 6. — *Ficus sp.*, d'après une photographie rapportée de Java par C. Clautriau.

Les racines du même *Ficus* deviennent également excentriques. Mais ici la prépondérance appartient aux faisceaux situés sur la face supérieure. La différence entre le diamètre horizontal et le diamètre vertical est encore plus grande que dans les rameaux. Leur excentricité est exclusivement due à la gravitation : toutes les racines horizontales s'accroissent de la même façon, qu'elles soient éclairées ou souterraines.

La géanisopachynose ascendante des racines est souvent encore plus marquée que chez *F. Rumphii*, par exemple chez l'espèce de *Ficus* représentée par la figure 6.

Chez d'autres arbres, l'inégale croissance des racines, tout en étant régie surtout par la pesanteur, est aussi influencée par la lumière. Celle-ci agit dans le même sens que la pesanteur, de telle sorte qu'il y a superposition et addition des effets de la géanisopachynose ascendante et de ceux de la photanisopachynose ascendante. Chez ces arbres, qui sont en particulier certaines Sterculiacées (fig. 7), on voit rayonner, autour de la base du tronc, des palettes à bord supérieur sensiblement horizontal, qui disparaissent tout à coup à 3 ou 4 mètres du tronc. Ce sont autant de racines qui rampaient primitivement à la surface du sol. Leur croissance s'est faite d'une facon très excentrique dans la portion éclairée, tandis que l'excentricité est beaucoup plus faible dans la partie souterraine, où la gravitation agit seule.

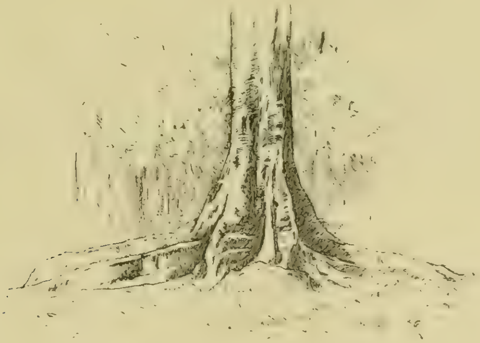


Fig. 7. — *Sterculia sp.* (de Buitenzorg).

Dans des cas très nombreux, c'est un excitant interne qui vient s'ajouter à la pesanteur. Par exemple, chez le *Canarium edule* (fig. 8), à Buitenzorg, et à un moindre degré chez le Hêtre de nos forêts (*Fagus sylvatica*), les racines ne sont excentriques que près de leur origine sur le tronc : le balancement de croissance est déterminé par l'action combinée de la pesanteur et d'un excitant interne venant de la base du tronc. Les palettes qui rayonnent autour du tronc sont triangulaires : leur bord supérieur (l'hypothénuse du triangle) descend obliquement du tronc vers la terre en faisant avec l'horizontale un angle variable. Chez *Ficus variegata*, l'angle est d'environ 60° à 70°; chez *Canarium* (fig. 8), chez *Fagus* et chez un *Quercus* de la fôret de Tjibodas, il oscille entre 50° et 30°. L'ouverture de l'angle est naturellement en relation avec la part qui revient à l'excitant interne dans la production de l'excentricité : quand la gravitation l'emporte, l'angle est petit; quand c'est l'excitant interne qui est le plus efficace, l'angle est grand.

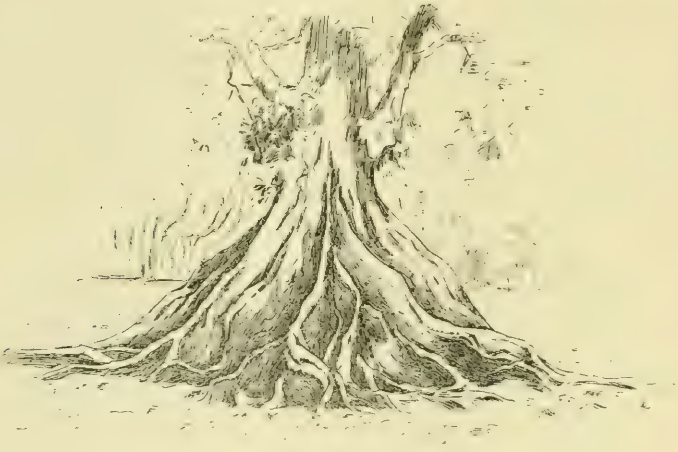


Fig. 8. — *Canarium edule* (de Buitenzorg).

Dans les quelques cas de racines anisopachynotiques que j'ai pu étudier au point de vue de la stucture (un *Quercus*, un *Sterculia*, une Diptérocarpacée et *Fagus sylvatica*), l'excentricité siège uniquement dans le bois; ni le liber ni l'écorce n'y ont la moindre part (fig. 9). Rappelons que chez les *Ficus* à racines-crampons, l'anisopachynose des rameaux et des racines nourricières intéresse autant la portion libérienne des faisceaux que la portion ligneuse (fig. 1, 2, 3, 4) et que M. Douliot (1889) a observé l'anisopachynose du périderme chez beaucoup de végétaux.

Un excitant interne émané du tronc se retrouve dans l'anisopachynose des branches. Ainsi les consoles qui supportent la naissance des branches de *Ficus Rumphii* (fig. 5) sont certainement dues, en partie, à un excitant interne.

Quand on examine les palettes à bord horizontal qui se trouve à la base du tronc du *Sterculia* de la figure 7, on remarque qu'à leur extrémité proximale, ces palettes se relèvent obliquement vers le tronc, sans doute sous l'influence d'un excitant interne analogue à celui que nous venons d'étudier. Le développement excentrique des racines de cet arbre est donc provoqué par trois excitants : tout près du tronc, la pesanteur, la lumière et l'excitant interne superposent leurs effets; plus loin, il n'y a plus en jeu que la pesanteur et la lumière; enfin, dans la partie souterraine, la pesanteur agit seule.

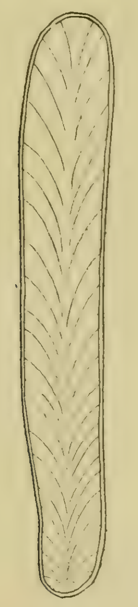


FIG. 9. — Coupe transversale à travers une racine horizontale de *Quercus sp.* (de Tjibodas).

Il me reste à signaler les cas dans lesquels l'anisopachynose est exclusivement due à des excitants internes.

La figure 5 montre sur le tronc du *Ficus Rumphii* des ailes verticales rayonnantes qui sont la continuation vers le bas des consoles placées sous les branches et la continuation vers le haut des palettes formées par les racines. Ces ailes, qui se trouvent sur un tronc vertical, et éclairé également partout, sont le résultat d'une croissance excentrique provoquée uniquement par les excitations venant des branches et des racines anisopachynotiques.

Les anisopachynoses d'origine purement interne sont fréquentes chez les lianes. Contentons-nous de citer un cas. Les jeunes rameaux de *Cissus scariosa* ont la forme d'un prisme quadrangulaire à angles arrondis. Les feuilles distiques se trouvent sur deux faces opposées. Les rameaux âgés sont rubanés : l'accroissement secondaire ne s'est effectué que sur les faces non occupées par les feuilles.

6. — Résumé et conclusions.

Divers excitants modifient la croissance d'une façon particulière; ils déterminent un véritable balancement : certains organes s'accroissent moins qu'en l'absence d'excitation; d'autres s'accroissent davantage.

L'interférence de la lumière avec la croissance en épaisseur est très nette dans les rameaux et les racines nourricières des *Ficus* grimpants: la face la plus éclairée ne s'épaissit guère; la face la moins éclairée s'épaissit très fortement. La lumière agit non par son intensité, mais par sa direction.

Beaucoup d'arbres équatoriaux ont des racines disposées en forme de palettes verticales, rayonnant autour de la base du tronc. L'épaississement asymétrique est régi par la gravitation, par la lumière et par des excitants internes, encore indéterminés.

7. — Bibliographie.

Douliot, *Recherches sur le périderme.* (Ann. sc. nat. — Bot., 1889, (7), t. 10.)

H. Schenck, *Beiträge zur Anatomie der Lianen.* Iena, 1893.

E. Strasburger, *Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen.* Iena, 1891.

J. Wiesner, *Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter.* (Sitz. d. math.- naturw. Cl. d. Akad. d. Wiss. in Wien, 1868, Bd LVIII, Abth. 1, S. 369.)

— *Biologie der Pflanzen.* Wien, 1889.

III

Les racines aériennes des *Ficus* grimpants.

L'intérêt des racines aériennes des *Ficus* grimpants réside dans leur variété. Il y a chez ces plantes deux sortes de racines-crampons différant par le moment et par le lieu de leur apparition ainsi que par leurs propriétés à l'état adulte. En outre, les tiges portent encore une troisième sorte de racines qui, elles, ne contribuent guère à fixer la plante au support : leur rôle consiste surtout à amener aux feuilles l'eau et les matières minérales auxquelles la tige, trop mince, est insuffisante à livrer passage. Enfin, sur la partie aérienne de ces racines nourricières naissent de nouvelles racines : quelques-unes sont nourricières; d'autres, beaucoup plus nombreuses, sont adhésives et ont les mêmes caractères que l'une des sortes de racines adhésives insérées sur la tige.

En somme, nous avons à étudier l'origine et les propriétés de trois catégories de racines : 1° racines adhésives précoces, localisées sous les nœuds de la tige; 2° racines adhésives tardives, insérées tout le long des entrenœuds et sur les racines nourricières; 3° racines nourricières formées soit sur la tige, soit sur d'autres racines nourricières.

Inutile de dire que ces *Ficus* possèdent dans le sol des racines absorbantes semblables à celles des autres végétaux : certaines de ces racines se trouvent à la base de la plante; les autres sont la terminaison souterraine des racines nourricières aériennes. Nous ne nous occuperons pas des organes situés sous terre.

1. — Racines adhésives précoces.

a) *Origine.* — Avant même qu'un rameau soit devenu adulte, on voit naître des racines disposées en rangées longitudinales. Chez les *F. microphylla* (fig. 1) *repens* et *radicans* (fig. 2), les rangées sont courtes; chez le *F. barbata* (fig. 3), elles sont beaucoup plus longues.

Les initiales de ces racines se forment dans le péricycle au-devant des faisceaux. C'est donc la structure même de la tige (c'est-à-dire un excitant interne) qui dispose les racines en lignes longitudinales.

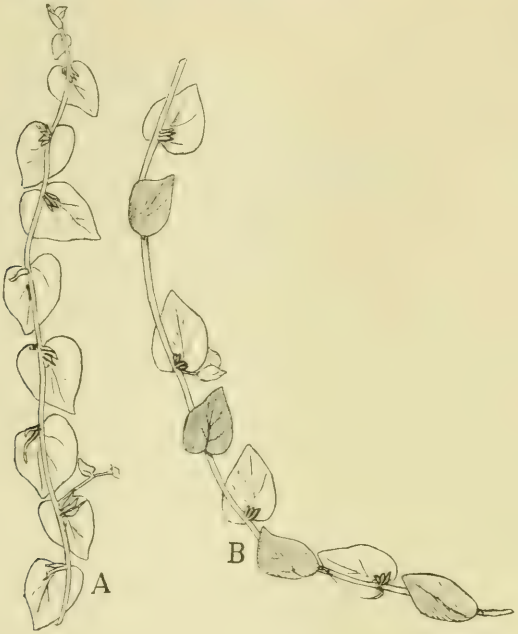


Fig. 1. — Rameaux de *Ficus microphylla*. — A, rameau dressé et normal, arraché de son support et vu par la face ventrale. — B, rameau pendant librement et ayant la face ventrale vers le haut.

Mais chez les *F. microphylla* (fig. 1), *repens* et *radicans* (fig. 2), ces racines ne se trouvent que sous le nœud et très près de lui. Or la structure de la tige est la même près des nœuds et dans toute la longueur des entrenœuds : la localisation nodale des racines doit évidemment être due à un autre excitant interne, encore inconnu. Ces mêmes considérations s'appliquent au *F. barbata*, dont les racines adhésives descendent le plus souvent jusqu'au milieu de la longueur de chaque entrenœud (fig. 3).

Quant à la disposition unilatérale des racines sur les rameaux, elle est régie par des facteurs qui varient suivant les espèces. Chez les *F. microphylla* et *repens*, les excitants internes sont seuls en jeu : les racines nodales naissent toujours sur la face ventrale postérieure. Dans les conditions naturelles, les tiges étant appliquées contre un support, leur face ventrale est naturellement moins éclairée que leur face dorsale; — mais ce n'est pas la différence d'éclairement qui importe. En effet, la disposition reste identique lorsque les tiges se trouvent dans un endroit uniformément sombre : sur ces organes maladifs, étiolés, dont la section presque circulaire n'accuse plus qu'une dorsiventralité atténuée, les racines nodales continuent à se former uniquement sur la face ventrale. De même, un rameau qui s'applique contre le vitrage de la serre et qui reçoit maintenant la lumière sur la face ventrale n'en fait pas moins ses racines sur cette face. Enfin, les rameaux pendants qui, par hasard, présentent la face ventrale vers le haut, ont aussi, malgré tout, leurs racines nodales sur la face morphologiquement ventrale (fig. 1 B); mais alors les racines exposées à une très forte lumière et à une transpiration exagérée meurent presque aussitôt. Les agents externes peuvent tuer ces organes, mais ils n'ont pas pu s'opposer à leur naissance, tant sont puissants les excitants internes qui président à leur formation.

Les racines nodales des *F. microphylla* et *repens* sont donc exclusivement *gastronéiques*.

Chez *F. radicans*, on voit également les racines adhésives précoces se former le plus souvent sur la face ventrale, mais c'est uniquement parce qu'elle est la plus obscure. On s'en assure par l'observation de rameaux éclairés par la face ventrale et sur lesquels les racines naissent de l'autre côté, et par l'observation de rameaux cultivés à une lumière insuffisante (fig. 2) : ceux-ci forment des racines tout autour de la tige. Chez ce *Ficus*, les racines nodales sont donc *cataphotonéiques;* mais il faut remarquer qu'au-dessous d'une certaine intensité, la direction de la lumière n'a plus aucune importance, puisque alors les racines naissent même sur la face la moins obscure.

Le *F. radicans* est moins spécialisé, comme liane, que les *F. microphylla* et *repens*. Cette moindre spécialisation de *F. radicans* ressort clairement de quelques recherches que j'ai faites à l'Institut botanique sur la façon dont s'établit la dorsiventralité chez les *Ficus* grimpants. Voici, en quelques mots, les résultats de ces expériences :

A l'état adulte, les rameaux de *F. microphylla* et de *F. repens*, appliqués contre une muraille, ont une face dorsale qui reçoit la lumière et une face ventrale, sombre, qui touche le support. Les feuilles placées sur deux rangs, à droite et à gauche, ont le pétiole tordu de telle manière que le limbe est vertical : sa face supérieure est tournée vers la face dorsale de la tige et regarde donc la lumière, tandis que la face inférieure du limbe est tournée vers la muraille. De plus, le limbe est asymétrique, en ce sens que les deux moitiés séparées par la nervure médiane ont des dimensions fort différentes : la moitié la plus grande est celle qui serait en avant si la feuille était restée dans la position horizontale, ancestrale, et qui devient donc inférieure par suite de la torsion du pétiole. (Voir fig. 1 A, p. 48.) La dorsiventralité des rameaux très jeunes ne se manifeste que par leur aplatissement (voir p. 33) ; les feuilles, petites, sont encore relevées le long du sommet de la tige ; mais dès que le limbe se déplie, le pétiole subit une torsion qui amène directement le limbe dans la position verticale définitive.

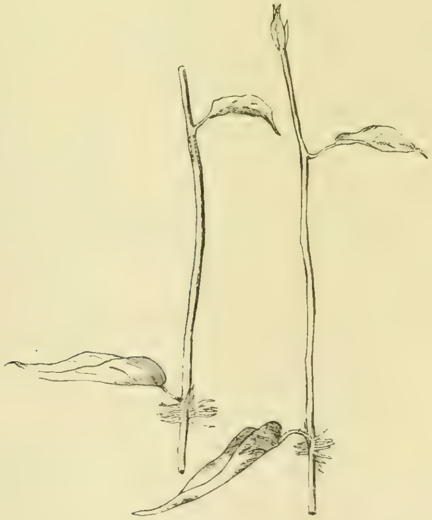


Fig. 2. — Rameaux de *Ficus radicans* vus par la face dorsale. — Ces rameaux sont étiolés. — Sur celui de gauche, sous le nœud supérieur, deux rangées dorsales de très jeunes racines.

Chez *F. radicans*, tous ces caractères de dorsiventralité sont moins accusés : l'aplatissement des rameaux et l'asymétrie de la feuille sont faibles; les jeunes feuilles, après avoir été relevées, passent toujours par un stade où elles ont le limbe horizontal, et elles ne quittent cette position que sous l'action d'une lumière unilatérale; si l'inégalité d'éclairage est insuffisante, les feuilles gardent la position horizontale. (Voir fig. 2.) Ajoutons ici qu'une différence d'éclairement qui est trop faible pour changer la position des feuilles du *F. radicans* suffit déjà à localiser toutes les racines adhésives précoces sur la face la plus obscure. Le premier effet d'une légère inégalité lumineuse est donc d'assurer la fixation du rameau ; la disposition des feuilles dans la direction la plus avantageuse ne vient que plus tard.

L'ensemble de ces faits montre que le *F. radicans* s'est arrêté à un stade inférieur d'évolution : il est moins bien adapté que les autres à mener l'existence de liane. Aussi n'y a-t-il rien d'étonnant à ce qu'il attende encore d'un agent extérieur (la lumière inégale) l'excitation que ses voisins, plus spécialisés, trouvent en eux-mêmes.

D'autres expériences font voir que la différenciation des faces dorsale et ventrale n'est d'ailleurs pas fort profonde chez le *F. radicans*. Les rameaux de tous les *Ficus* grimpants fuient une lumière d'intensité moyenne, telle que celle qui règne habituellement dans une serre; ils ne se dirigent vers la lumière que si celle-ci est très faible. Ce cataphototropisme (héliotropisme « négatif »), joint à l'anagéotropisme (géotropisme « négatif »), est fort utile pour assurer le facile grimpement des rameaux le long du tronc d'arbre ou de la muraille. Prenons maintenant une plante en pot, avec des tiges libres dans l'air, qui se sont dressées obliquement en s'éloignant de la lumière; tournons le pot de 180°, de manière que les rameaux soient dirigés vers la lumière : le sommet des rameaux va s'incliner en arrière afin de s'écarter de nouveau de la lumière. Mais ce phénomène de courbure ne s'accomplit pas de la même façon chez le *F. repens* et chez le *F. radicans*. Dans les tiges de ce dernier, la différence entre les faces dorsale et ventrale est purement occasionnelle; elle n'a été déterminée et maintenue que par l'inégalité d'éclairement des deux faces; aussi, pour sortir de leur position vicieuse, les sommets des rameaux tournés vont-ils simplement se courber vers l'ombre, de sorte que la face primitivement dorsale deviendra dorénavant ventrale. Il en est autrement pour *F. repens*. Ici la dorsiventralité tient à des causes profondes, internes; elle est définitivement ancrée dans l'organisation de la plante : la face dorsale, c'est-à-dire celle qui se trouve vers la lumière, ne peut jamais devenir ventrale. Après le retournement, quand le rameau revient à sa direction normale par rapport à la lumière, le sommet ne se contente pas d'exécuter une simple courbure : il y ajoute une torsion qui rejette la face ventrale du côté de l'ombre.

⁂

La formation des racines adhésives précoces s'effectue chez le *F. barbata* (fig. 3) de la même façon que chez le *F. radicans*, avec cette seule différence qu'elles sont moins strictement localisées près du nœud : elles occupent le plus souvent la moitié supérieure de l'entre-nœud et peuvent même descendre jusqu'au nœud sous-jacent. Cette espèce est donc encore moins spécialisée que le *F. radicans*.

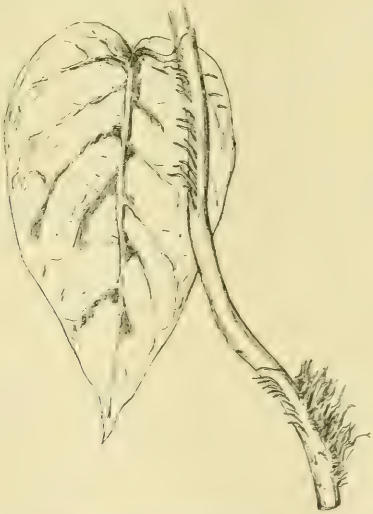


Fig. 3. — Rameau de *Ficus barbata* vu par la face ventrale.

b) *Croissance*. — Une fois formées, les racines adhésives précoces poussent tout droit devant elles, sans se laisser dévier par aucun agent extérieur, jusqu'à ce qu'elles rencontrent un corps résistant. Aussitôt elles se courbent et s'appliquent intimement contre le support; elles sont *anhaptotropiques,* tout comme les racines adhésives d'autres plantes, et contrairement aux racines souterraines habituelles. Sur les rameaux accrochés à un mur ou à un tronc d'arbre, ces organes ne s'allongent jamais beaucoup. La lumière et la sécheresse les arrêtent généralement lorsqu'elles ont une longueur de 20 à 30 millimètres. Mais ce n'est pas là une mort naturelle, puisque ces mêmes organes, lorsqu'ils se trouvent sur des branches rampantes et qu'ils peuvent ainsi pénétrer dans le sol, se ramifient abondamment, croissent d'une manière indéfinie, deviennent catagéotropiques et prennent tous les caractères de racines absorbantes. Les mêmes transformations se retrouvent sur les boutures de jeunes rameaux.

2. — Racines adhésives tardives.

a) *Origine.* — Ces racines n'apparaissent que lorsque les rameaux commencent à présenter l'épaississement excentrique : elles manquent donc sur les tiges dont la structure est restée régulière, faute d'une suffisante inégalité lumineuse. Elles naissent toujours à la limite de l'ombre et de la lumière, donc dans une direction transversale par rapport à la lumière : elles sont *diaphotonéiques.* Les plus nombreuses naissent au début de l'accroissement secondaire; elles sont disposées en deux fortes lignes longitudinales. Plus tard, lorsque la tige acquiert une plus grande épaisseur, ces rangées se trouvent de part et d'autre de la crête médiane, formée par la moitié non épaissie (fig. 4).

De temps en temps, de nouvelles racines naissent encore sur une tige déjà âgée. Leur photonéisme transversal est aussi marqué que celui de leurs aînées, et on les voit donc naître de plus en plus loin de la crête médiane, toujours à la limite de l'ombre et de la lumière.

Sur les racines nourricières aériennes, il y a des racines adhésives en tout semblables à celles que nous étudions en ce moment; elles sont également diaphotonéiques. Elles font défaut dans la partie souterraine de la racine nourricière.

Des observations, encore trop peu nombreuses, semblent indiquer que le contact empêche la formation de ces racines sur la tige. Toujours est-il que lorsqu'un rameau touche un corps résistant le long de la ligne où les racines devaient naître, elles ne se forment jamais (voir la note précédente, fig. 4, p. 36).

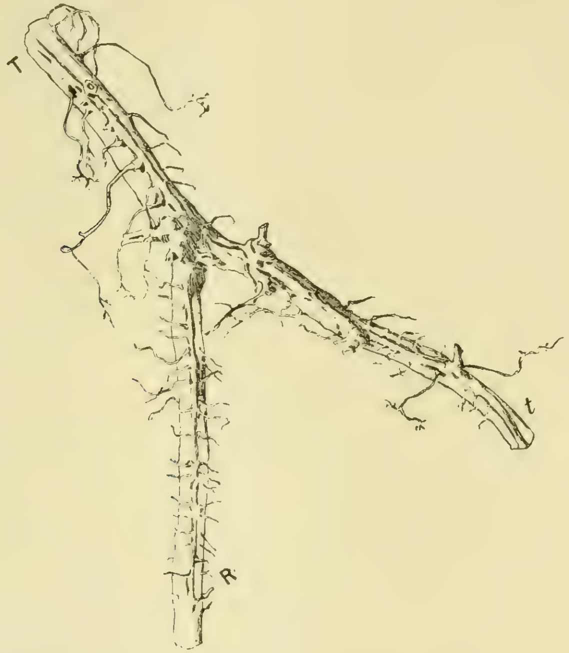


FIG. 4. — Rameau de *Ficus repens*, avec une racine nourricière (R) et de nombreuses racines adhésives tardives. — Le rameau est plus mince en dessous (*t*) de l'insertion de la racine nourricière qu'au-dessus (T).

b) *Croissance.* — A peine ont-elles traversé l'écorce du rameau que ces racines font une courbure brusque qui les rejette vers la face ventrale, c'est-à-dire vers le support du rameau (voir la note précédente, fig. 1 et 2, p. 34).

La courbure est tout aussi marquée sur un rameau qui est à une dizaine de centimètres du mur et qui est soumis à une humidité à peu près égale partout, que sur un rameau accroché au mur. C'est donc la lumière qui est l'excitant de la courbure. Ces organes ont un phototropisme descendant ou *cataphototropisme* (héliotropisme « négatif »).

De plus, ils sont sensibles au contact, tout comme les racines adhésives précoces : ils se courbent vers le corps qui les touche (*anhaptotropisme*).

3. — Racines nourricières.

a) *Origine.* — Les racines nourricières aériennes naissent toujours immédiatement sous un nœud (fig. 4) sur un flanc de la tige. La gravitation est le seul excitant dont je puisse indiquer avec certitude l'intervention : toujours les racines naissent sur le côté qui est tourné vers la terre. Cette localisation *catagéonéique* est très nette, même sur des rameaux peu obliques ne faisant avec la verticale qu'un angle d'une dizaine de degrés.

Sur les racines nourricières, des organes similaires ne naissent qu'à la suite d'une blessure : ces nouvelles racines présentent aussi du géonéisme descendant.

b) *Croissance.* — Grâce à leur *cataphototropisme*, ces racines trouvent tout de suite un support. Leur *anhaptotropisme* les y accroche intimement malgré les irrégularités de la surface.

Comme elles sont en même temps *catagéotropiques*, elles descendent vers le sol.

Après un trajet plus ou moins long, pendant lequel elles ont eu soin de se maintenir toujours appliquées contre la muraille ou le tronc d'arbre, les racines nourricières parviennent donc au sol où elles se ramifient. Les aliments qu'elles amènent à la plante sont assez abondants pour que le rameau devienne plus épais au-dessus de leur insertion.

4. — Résumé et conclusions.

Les trois sortes de racines aériennes de *Ficus* grimpants possèdent les caractères suivants :

1° Les racines adhésives précoces naissent sous le nœud, soit sur la face ventrale, soit sur la face la moins éclairée quelle qu'elle soit. Ces racines croissent devant elles jusqu'à ce qu'elles rencontrent un obstacle.

2° Les racines adhésives tardives naissent sur tout l'entrenœud, à la limite de l'ombre et de la lumière. Elles fuient ensuite la lumière et, de même que les précédentes, elles sont sensibles au contact.

3° Les racines nourricières naissent sur le flanc (du rameau ou de la racine) qui est dirigé vers la terre. Elles fuient la lumière, s'accrochent au support et descendent vers la terre, où elles se ramifient.

UN ALCALOÏDE

DANS

CLIVIA MINIATA Benth.

PAR

Ph. MOLLE

Docteur en sciences naturelles, à Jodoigne (1).

AVEC DEUX PLANCHES EN COULEURS.

En coupant des hampes florales de *Clivia miniata*, on voit s'écouler de la blessure un liquide abondant. Partant de cette idée que les morsures des animaux produiraient le même résultat et que ce saignement pourrait bien n'être pas étranger à la défense de la plante (2), je traitai le liquide par les principaux réactifs généraux des alcaloïdes et j'acquis rapidement la conviction que cette jolie Amaryllidacée, comme plusieurs de ses proches parentes (3) d'ailleurs, est bien alcaloïdifère.

Naturellement, je voulus savoir dans quels tissus se localise la base que je venais de découvrir, et, en raison de certaines particularités intéressantes que j'aurai l'occasion de signaler, je ne crois pas inutile de dire ici quelques mots de mes recherches. En effet, si beaucoup de localisations de bases végétales ont déjà été faites, notamment sous l'inspiration de M. L. Errera, si plusieurs vues relatives à leur topographie et à leur rôle deviennent de moins en moins douteuses à mesure que les investigations de ce genre se multiplient, le moment ne me paraît cependant pas venu de considérer le sujet comme épuisé : l'origine, la migration, la transformation, l'élimination de ces corps si intéressants, sont et seront encore longtemps sans doute pour le naturaliste des questions fécondes.

---

(1) Ce travail a paru dans les *Annales de la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles,* 1902, t. XI, fasc. 3.

(2) Cf. Errera, Maistriau et Clautriau, *Premières recherches sur la localisation et la signification des alcaloïdes,* p. 28.

(3) D'après Dragendorff (*Heilpflanzen,* SS. 131-135), les observations faites jusqu'ici sur les Amaryllidacées ont permis de déceler :

Dans *Leucoium vernum,* la leucojine et la leucojitine (Ehrhardt, 1893); dans *Amaryllis Belladonna,* la bellamarine (Fragner, 1891); dans les *Narcissus,* la narcissine (Gerrard, Bastochi et Huchard, Ehrhardt); dans *Sprekelia formosissima* Herbert (*Amaryllis formosissima*), l'amarylline et la bellamarine.

Quelques réactions de la cliviine.

Avant de déterminer le siège de la cliviine au sein des tissus de la plante vivante, il importait d'en étudier les réactions générales avec plus de précision et de détails que je n'avais pu le faire sur un porte-objet, en opérant sur quelques gouttes de suc cellulaire. Je découpai donc des organes de *Clivia* : feuilles, hampes, racines, ovaires; je pilai le tout dans un mortier et je laissai macérer ce matériel pendant un jour dans de l'eau additionnée d'un peu d'acide oxalique. Après un filtrage sommaire au moyen d'un tampon d'ouate, je neutralisai la plus grande partie de l'acide au moyen d'un lait de chaux fort clair, et, après avoir laissé reposer le mélange, je le décantai et le filtrai.

J'obtins ainsi un liquide à teinte jaunâtre légèrement acide, contenant tout l'alcaloïde des matériaux employés (1), dont la composition ne pouvait guère différer de celle du suc cellulaire que par le degré de concentration ; en en prélevant successivement de petites portions pour les soumettre à l'action des réactifs, je me trouvais donc sensiblement dans les mêmes conditions qu'en opérant directement sur le contenu des cellules.

---

(1) A. Gautier et Albahary, *Cent vingt exercices de Chimie pratique*, p. 190.

L'iodure de potassium iodé donna immédiatement un précipité brun foncé abondant et persistant;

l'iodure double de potassium et de mercure, un précipité jaune très pâle, abondant, adhérent, caséeux;

l'acide phosphomolybdique, un précipité jaune sale abondant, que l'ammoniaque colore en bleu;

le trichlorure d'or, un précipité gris jaunâtre abondant, se réduisant déjà au bout de peu de temps à la température ordinaire, mais beaucoup plus rapidement par l'action de la chaleur ;

le tannin, un précipité blanc abondant;

la solution aqueuse concentrée d'acide picrique, un précipité jaune, finement granuleux, qui se dissout par la chaleur et reparaît par refroidissement.

Au degré de dilution où j'avais obtenu les réactions que je viens de rappeler, ni le chlorure mercurique ni le chlorure de platine ne donnent de précipité, mais, après avoir concentré la solution, j'obtins aussi avec ces réactifs des précipités gris qui n'avaient rien de caractéristique et qui ne pouvaient m'être ultérieurement d'une bien grande utilité.

Ayant fait évaporer de petites quantités de solution alcaloïdique sur des godets en porcelaine, je soumis les résidus à l'action de quelques réactifs acides.

L'acide sulfurique concentré charbonne le dépôt; dilué, il ne charbonne ni ne colore sensiblement.

Mais si en même temps que l'acide dilué répondant approximativement à la formule $SO^4H^2 + H^2O$, on ajoute une petite quantité de vanadate d'ammonium, le liquide prend assez rapidement une coloration verte qui va en s'accentuant pour de nouvelles quantités de vanadate.

Je répétai la même expérience dans un tube à précipitation et, après divers essais, j'arrivai à obtenir le meilleur résultat de la manière suivante : ayant préparé de l'acide sulfurique dilué correspondant à peu près à la formule $SO^4H^2 + H^2O$, j'y ajoutai assez de vanadate pour donner au liquide une coloration rouge-orange, puis je versai la solution alcaloïdique; par de légers balancements du tube, je vis la couche verte de séparation progresser lentement en s'épaississant, jusqu'à coloration complète du liquide : en même temps, il se produisit une légère effervescence par suite d'un dégagement gazeux.

Je fis des expériences analogues avec l'acide sulfurique additionné de bichromate de potassium, et j'obtins une belle coloration bleu verdâtre par les deux méthodes. Seulement, dans le tube à réactif, j'obtins le meilleur résultat en additionnant d'un grain de bichromate l'acide sulfurique concentré et versant ensuite quelques gouttes de la solution de cliviine : immédiatement, il se produisit une assez vive effervescence et le liquide se colora en bleu intense.

Ces actions réductrices, qu'on ne peut guère attribuer qu'à la cliviine, indiquent déjà sa grande affinité pour l'oxygène. Pour la mettre mieux en évidence, je préparai un mélange de chlorure ferrique et de ferricyanure de potassium, mélange qui est, comme on sait, de couleur brune, et j'y ajoutai une goutte de la solution : j'obtins immédiatement une abondante formation de bleu de Prusse.

Il me paraît nécessaire d'insister sur ce pouvoir réducteur que la cliviine partage d'ailleurs avec la vératrine et quelques autres alcaloïdes végétaux, et qui est général chez les ptomaïnes, parce qu'il me semble avoir une signification importante au point de vue physiologique en rendant la cliviine éminemment instable et en en assurant ainsi la rapide oxydation.

Si l'on compare ces quelques réactions à celles des alcaloïdes connus, on ne peut identifier la cliviine avec aucun, mais il est intéressant de noter que par son pouvoir réducteur, elle se rapproche de la vératrine et de la narcissine.

Étant connues les affinités anatomiques et morphologiques des végétaux producteurs de ces bases, ce serait une œuvre bien tentante pour un chimiste de contrôler, par une étude minutieuse de leur structure moléculaire, les vues d'A. Gautier (1) sur le mécanisme de la variation des races et des espèces, et de s'assurer si, comme l'affirme ce savant, on peut comparer les groupements atomiques créés par l'évolution « à des constructions gothiques ou romanes auxquelles » on viendrait adjoindre des tourelles ou des clochetons qui, » sans toucher au plan général de l'édifice, le modifieraient » dans ses détails ».

Essais microchimiques.

Parmi les réactions qui permettent de localiser la cliviine dans les tissus, il convient de citer encore en premier lieu le réactif de Bouchardat, à cause de sa grande sensibilité et de la couleur brune si facilement observable du précipité qu'il produit.

Avec le chlorure d'or, on obtient également de très bons résultats, et j'ai même pu confectionner avec celui-ci des préparations durables en réduisant le précipité obtenu par ce réactif au moyen du formol, par exemple, ainsi que l'a tenté Vanderlinden (2) d'après les indications de Strasburger (3).

L'acide picrique peut aussi servir de moyen de contrôle. Il a le défaut de colorer toute la coupe en jaune, de sorte que, pour en tirer parti, il faut suivre attentivement les progrès du réactif de cellule en cellule. En traitant successivement une même coupe par l'acide phosphomolybdique et par l'ammoniaque, on colore en bleu les cellules qui renferment une quantité notable d'alcaloïde.

---

(1) ARMAND GAUTIER, *Les mécanismes moléculaires de la variation des races et des espèces.* (REVUE GÉNÉRALE DES SCIENCES, 15 décembre 1901.)

(2) E. VANDERLINDEN, *Recherches microchimiques sur la présence des alcaloïdes et des glycosides dans la famille des Renonculacées,* p. 14. (ANN. DE LA SOC. ROY. DES SCIENCES MÉDIC. ET NAT. DE BRUXELLES, 1901, t. X, fasc. 1, ou RECUEIL DE L'INST. BOT. DE BRUXELLES, t. V.)

(3) STRASBURGER, *Das bot. Practicum,* 1897, 3. Ausg., S. 99.

Très démonstratives aussi les coupes sur lesquelles on fait agir un mélange de chlorure ferrique (additionné d'un peu d'acide nitrique) et de ferricyanure de potassium : les éléments alcaloïdifères se dessinent rapidement en bleu. Mais il convient encore de suivre les progrès de la réaction, car, au bout de peu de temps, les cellules tuées laissent écouler leur suc et la coloration bleue envahit toute la préparation.

L'acide sulfurique additionné de vanadate d'ammonium ou de bichromate de potassium peut servir, comme l'acide picrique et le mélange précédent, à s'assurer de la présence de la cliviine *dans une coupe* par la coloration verte ou bleue que prend la préparation, mais non à faire connaître les éléments histologiques qui la contiennent.

Tous ces réactifs donnent dans les tissus de *Clivia miniata* des renseignements concordants, et les actions que je viens de faire connaître ne se produisent plus après que les coupes ont été traitées par l'alcool tartrique; c'est donc bien à la même cause qu'il faut les attribuer : la présence de l'alcaloïde.

Je vais maintenant en exposer à grands traits la répartition dans le corps de la plante.

Localisation de la cliviine.

Clivia miniata est une plante constituée par une souche épaisse dont la face inférieure donne naissance à de fortes racines et qui se prolonge parfois en une courte tige aérienne. Elle porte de nombreuses feuilles charnues et de grosses hampes florales terminées par de jolies fleurs orange en ombelle.

Racines. — Une section transversale pratiquée à environ 1 centimètre de l'extrémité de la racine fait voir que celle-ci possède extérieurement un *voile* formé de plusieurs rangs de cellules mortes et pleines de gaz, dont les membranes, lignifiées, présentent des épaississements spiralés et réticulés.

La couche interne du voile s'appuie sur un *exoderme* formé de deux espèces de cellules (fig. 6).

Entre celui-ci et la stèle s'étend le parenchyme cortical, où une coupe horizontale ne laisse deviner que des cellules à peu près toutes semblables, car leur section ne paraît différer qu'en raison du point où le rasoir les a entamées. Mais une section longitudinale, pratiquée suivant l'axe de cet organe, permet de s'assurer que parmi ces éléments, il en est de beaucoup plus longs que les autres : le rasoir les ayant le plus souvent entamés, ils se sont vidés de leur contenu protoplasmique et se sont parfois remplis d'air. Ce sont de véritables canaux au milieu d'un parenchyme assez lacuneux, canaux munis toutefois de cytosplasme, de noyau et de suc cellulaire, qu'il faut, sans doute, rapporter aux *vaisseaux utriculeux* de Hanstein et que nous appellerons *cellules utriculeuses*.

Quant à la stèle, elle ne présente rien de particulier à signaler.

Pour localiser la cliviine dans la racine, il est prudent de faire agir d'abord les réactifs sur des coupes non lavées (1), sans quoi on court risque de ne pas découvrir le principal et quelquefois l'unique siège de l'alcaloïde : les cellules utriculeuses.

Guidé par les indications ainsi obtenues, en opérant ensuite sur une série de coupes assez longues, pas trop fines et bien orientées, on finira toujours par trouver des cellules utriculeuses intactes, sur lesquelles on pourra faire des observations concluantes.

Chez certaines racines, j'ai observé de la cliviine dans les cellules du parenchyme cortical voisines du point végétatif, mais chez d'autres, où celui-ci paraissait moins actif, je n'en ai vu que dans les cellules utriculeuses qui, suivant l'allure générale des assises cellulaires, s'avancent en courbe vers le sommet.

---

(1) Cf. G. CLAUTRIAU, *Localisation et signification des alcaloïdes dans quelques graines*. (ANN. DE LA SOC. BELGE DE MICROSC., 1894, t. XVIII.)

J'en ai encore observé assez régulièrement dans les cellules compagnes des tubes criblés; mais dans les autres éléments, c'était une exception qu'expliquait souvent le voisinage d'un point végétatif ou d'une morsure.

A mesure que l'on s'écarte de l'extrémité de la racine, la quantité d'alcaloïde va en diminuant.

Le verdissement de cet organe ne paraît avoir aucune influence ni sur le siège ni sur la quantité de la cliviine qu'on y observe.

TIGE. — La structure de la souche est celle que l'on constate chez beaucoup de rhizomes de Monocotylédones.

Sur une coupe transversale, on distingue immédiatement deux régions : l'une, centrale, où sont disposés la plupart des faisceaux; l'autre, périphérique, constituée par des éléments parenchymateux que les faisceaux traversent obliquement pour se rendre dans les feuilles.

Le cercle interne est séparé de la couronne périphérique par des cellules plus minces, provenant de recloisonnements tangentiels. L'assise ainsi formée est fort peu épaisse et n'est pas toujours nettement délimitée; cependant elle constitue une ligne facile à distinguer, même à l'œil nu : c'est la région péricyclique et l'origine des racines adventives.

Les faisceaux du centre sont du type concentrique amphivasal, mais, vers la région péricyclique, leur anneau ligneux s'ouvre et s'étale en éventail, et ils passent, en se rendant dans les feuilles, au type collatéral.

Dans le parenchyme central comme dans le parenchyme cortical, on rencontre de nombreuses cellules à lumen beaucoup plus grand que celui des autres (fig. 4) et d'où l'on voit fréquemment émerger des raphides quand la coupe n'est pas trop mince. C'est sur une coupe longitudinale qu'il faut les étudier. Leur membrane n'est pas plus épaisse que celle des éléments qui les touchent, mais il est visible que la pression osmotique est, à leur intérieur, plus forte que dans les cellules voisines, et que c'est en partie aux dépens de celles-ci qu'elles se sont agrandies.

Leur utricule protoplasmique circonscrit une grande vacuole occupant à peu près toute la cellule, et remplie de cristaux d'oxalate de calcium.

C'est dans ces cellules à raphides que la cliviine s'est à peu près exclusivement accumulée, et, comme il n'est pas difficile de faire des coupes où celles-ci ne soient pas entamées par le rasoir, on peut en obtenir de très jolies préparations à conserver, soit à l'aide du chlorure d'or que l'on réduit par le formol, soit à l'aide du bleu de Prusse dont on provoque la formation par un mélange de chlorure ferrique et de ferricyanure de potassium.

Le précipité se produit entre les raphides et l'utricule protoplasmique, et la cellule cesse d'être transparente.

Les cellules à raphides de la périphérie sont les plus alcaloïdifères.

Quant aux autres éléments du rhizome, ils sont ordinairement dépourvus de cliviine; cependant j'en ai parfois constaté dans les éléments parenchymateux du liber et dans les cellules compagnes.

J'ai eu l'occasion d'observer dans la tige le voisinage d'une blessure récente qui pénétrait à peu près jusqu'à son axe et qui en avait par conséquent lacéré les faisceaux.

Toutes les cellules vivantes de ces faisceaux, sauf les tubes criblés, tout le parenchyme voisin du méristème cicatriciel renfermaient assez bien de cliviine et, dans les cellules à raphides voisines, la quantité de base avait visiblement augmenté.

Quelque chose d'analogue se passe lors de la formation d'une racine adventive; non seulement le méristème, mais les éléments voisins accumulent une certaine quantité d'alcaloïde: cette situation n'est d'ailleurs que passagère, tous ces tissus rentrent bientôt a ce point de vue dans leur état normal.

De là me paraît résulter qu'une cellule quelconque du végétal est susceptible d'accumuler dans ses vacuoles une certaine quantité d'alcaloïde, sans qu'elle ait autrement à en souffrir et que cet alcaloïde que l'on voit apparaître dans le voisinage des méristèmes jalonne en quelque sorte le chemin qu'il suit pour émigrer.

Feuilles. — Les feuilles sont charnues et équifaciales; leurs cellules épidermiques, lorsqu'elles sont adultes, ont des membranes externes fortement épaissies (fig. 3). Entre les deux couches de cellules palissadiformes qui se trouvent sous les épidermes, courent, au milieu du tissu lacuneux, des faisceaux du type collatéral (fig. 1) et des cellules utriculeuses (fig. 5) analogues à celles des racines.

J'y ai toujours rencontré une certaine quantité d'alcaloïde dans les éléments du parenchyme libérien ainsi que dans les longs éléments de la gaine circumfasciculaire qui en sont rapprochés; mais c'est surtout dans les cellules utriculeuses qu'il est abondant. Comme ces dernières sont fort longues, elles sont habituellement tranchées par le rasoir, et il est nécessaire, pour les étudier, de s'entourer des précautions que j'ai exposées antérieurement.

Même dans les feuilles fort jeunes, il m'est souvent arrivé de n'observer de la cliviine que dans les cellules utriculeuses et les éléments libériens des faisceaux; cependant on peut en rencontrer dans le jeune épiderme et même dans les diverses cellules du mésophylle.

Pour en faire naître dans des éléments donnés, la recette est d'ailleurs simple : on coupe une feuille à un certain niveau et, après quelques jours, on examine la blessure : il s'est formé un méristème cicatriciel et toutes les cellules du voisinage ont acquis une certaine quantité d'alcaloïde (fig. 3).

Organes floraux. — La section transversale des hampes florales est limitée par deux arcs, de rayons inégaux, qui s'opposent leur concavité et qui se raccordent à angles aigus. Au sein d'un parenchyme à nombreux méats, on y rencontre des faisceaux du type collatéral et des cellules utriculeuses.

L'alcaloïde est en général abondant dans ces dernières, de même que dans les éléments des faisceaux où nous l'avons déjà signalé chez les feuilles.

Même localisation dans les rayons de l'ombelle, mais en général ceux-ci renferment plus d'alcaloïde que la partie supérieure de la hampe ; et celle-ci, plus que la base.

Même localisation encore dans les parois de l'ovaire : les cellules utriculeuses y sont larges et plongées dans un parenchyme assez compact.

Les ovules renferment de la cliviine dans la plupart de leurs cellules, mais surtout dans leur tégument externe, dans les cellules qui limitent intérieurement le sac embryonnaire et dans le faisceau du funicule.

Rien de particulier relativement au style, aux étamines et aux pétales : jeunes, ils renferment de l'alcaloïde dans la plupart, sinon dans tous leurs éléments vivants; plus tard la localisation s'établit comme dans les feuilles; enfin l'alcaloïde en a à peu près complètement disparu.

Entre la topographie de la cliviine et celle de la narcissine par laquelle M. Errera inaugura, en 1887, cette série de recherches, on pourra constater de profondes analogies qui concordent d'ailleurs avec les ressemblances anatomiques de ces deux genres voisins.

C'est dans la manière dont se comportent les épidermes que gît la principale différence : très alcaloïdifères chez *Narcissus*, ils ne le sont qu'exceptionnellement chez *Clivia*. Cependant au voisinage d'un méristème cicatriciel, nous voyons les cellules épidermiques (fig. 3) se charger de beaucoup plus de cliviine que les autres éléments, ce qui indique la tendance qu'elles ont aussi chez *Clivia* à accumuler l'alcaloïde produit dans cette circonstance anormale.

Il ne faudrait d'ailleurs pas attacher, en cette matière, une importance trop grande aux différences de détail, car entre individus d'une même espèce, il n'est pas rare d'observer aussi des variations assez considérables.

Conclusions.

Des observations que je viens de résumer, il me paraît résulter qu'on peut diviser en trois catégories les éléments histologiques de la plante où les réactifs décèlent la présence de la cliviine : ceux où elle naît, ceux qu'elle traverse pour émigrer et ceux où elle s'accumule.

Où se forme la cliviine?

Quand on pratique une entaille dans un rhizome de *Clivia*, au bout de quelques jours, on peut observer la formation d'un méristème cicatriciel parallèlement à la blessure et, dans les cellules qui se recloisonnent d'abord, les réactifs signalent la présence d'une quantité notable d'alcaloïde, alors que les cellules voisines n'en possèdent pas encore. Mais cette situation dure peu, et l'on voit la région alcaloïdifère s'étendre dans les tissus voisins et présenter une ligne de concentration maximum à une certaine distance des cellules méristématiques.

Pour expliquer ces faits, il est naturel d'admettre que le recloisonnement des cellules de *Clivia* est accompagné de l'élaboration *dans ces mêmes cellules* d'une quantité observable d'alcaloïde. De là, il se propage bientôt dans les éléments voisins, et c'est sur le chemin qu'il suit pour se répandre dans le corps végétal que les réactifs vont le surprendre. Mais comme leur puissance d'investigation est limitée à un certain degré de dilution, ils ne décèlent généralement de la route suivie que la partie la plus encombrée.

Ainsi s'expliquent les localisations d'alcaloïde au voisinage des méristèmes.

Dans les parenchymes adultes, les phénomènes essentiels de la nutrition ne différant pas qualitativement de ceux des méristèmes, il est rationnel qu'il s'y produise aussi de l'alcaloïde, et, en fait, on en observe, notamment dans les feuilles adultes, dans des conditions telles qu'on ne peut guère admettre qu'il y ait été importé.

Mais, dans ces tissus, l'intensité des phénomènes physiologiques étant beaucoup moindre, la production de la cliviine est plus lente ; il s'y est établi un véritable équilibre entre la production et la migration, et, souvent trop diluée pour impressionner les réactifs, la cliviine passe imperceptible de cellule à cellule vers les voies qui lui sont réservées pour circuler plus rapidement et où, à cause de cette accumulation même, il est toujours facile de constater sa présence.

Migration de la cliviine.

En raison du pouvoir réducteur de la cliviine, il est certain que pendant son passage à travers les parenchymes à méats où de l'oxygène a pénétré, une partie de cet alcaloïde alimente la combustion dont le végétal est le siège. Toutefois, l'élimination en est rarement complète, et en quittant ces voies difficiles où sa propagation est nécessairement lente, la cliviine en trouve d'autres que l'évolution semble avoir préparées pour son transport : ce sont les cellules compagnes du liber, les éléments des gaines circumfasciculaires, mais surtout les cellules utriculeuses.

J'ai déjà eu l'occasion de signaler chez les Solanacées (1) des éléments histologiques analogues, qui accomplissent en tous cas une même fonction et qui sont parfois seuls à l'accomplir. Souvent fort longs, ils ont l'avantage de permettre à l'alcaloïde de se répandre assez rapidement dans tout le corps végétal, évitant ainsi dans certaines régions un degré de concentration qui pourrait devenir funeste.

---

(1) PH. MOLLE, *Recherches de microchimie comparée sur la localisation des alcaloïdes dans les Solanacées.* (MÉMOIRES COURONNÉS ET AUTRES MÉMOIRES publiés par l'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE, t. LIII, 1895, ou RECUEIL DE L'INST. BOT. DE BRUXELLES, t. II.)

Bien qu'adaptées à la circulation, les cellules utriculeuses n'en sont pas moins aussi le siège d'une oxydation active, comme le font supposer du moins les nombreuses poches à air dont elles sont ordinairement entourées (fig. 5), et il n'est pas rare d'en observer, à la base des hampes, des racines ou des feuilles, d'où la cliviine a été complètement éliminée.

Cependant les organes aériens ne détruisent habituellement pas tout l'alcaloïde qu'ils produisent, et les canalisations que je viens d'indiquer en déversent le trop-plein dans les rhizomes.

Les réservoirs à cliviine.

Dans les rhizomes, les cellules compagnes et les autres éléments alcaloïdifères des faisceaux se débarrassent en général de la cliviine, et celle-ci va s'accumuler dans les cellules à raphides, véritables petites outres qui n'ont plus aucun des caractères histologiques d'une voie de transport.

Quel que soit le processus chimique ou physiologique qui unit les raphides au sel d'alcaloïde, fait que M. Errera a déjà signalé chez les *Narcissus*, il est certain, comme l'a fait observer ce savant, que c'est là une circonstance heureuse pour la conservation de la plante, car un rhizome aussi puissamment gardé a beaucoup de chances de résister à ses ennemis.

Jodoigne, juillet 1902.

EXPLICATION DES PLANCHES.

La coloration brun rouge indique le siège de l'alcaloïde, excepté dans la figure 6.
Grossissement : 270 diamètres.

PLANCHE I. FIG. 1. — Coupe transversale d'un faisceau foliaire : *cf*, gaine circumfasciculaire; *tc*, tube criblé; *cc*, cellule compagne; *cp*, cellule parenchymateuse.

— FIG. 2. — Coupe longitudinale d'un faisceau foliaire : *cf*, gaine circumfasciculaire; *b*, bois; *l*, liber.

PLANCHE II. FIG. 3. — Portion d'une coupe longitudinale normale aux faces d'une feuille blessée : *ce*, cellule épidermique; *cm*, cellule morte; *cmc*, cellule du méristème cicatriciel.

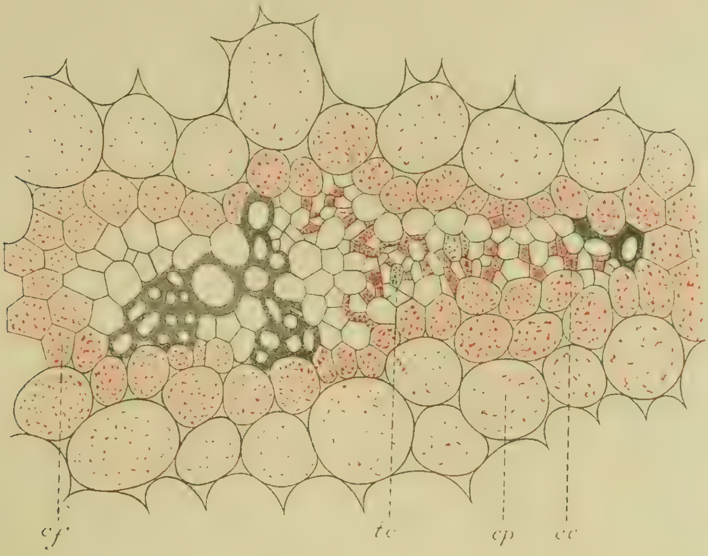
— FIG. 4. — Portion d'une coupe longitudinale d'un rhizome : *cr*, cellule à raphides; *m*, méat intercellulaire.

— FIG. 5. — Portion d'une coupe longitudinale d'une feuille : *cu*, cellule utriculeuse; *m*, méat intercellulaire.

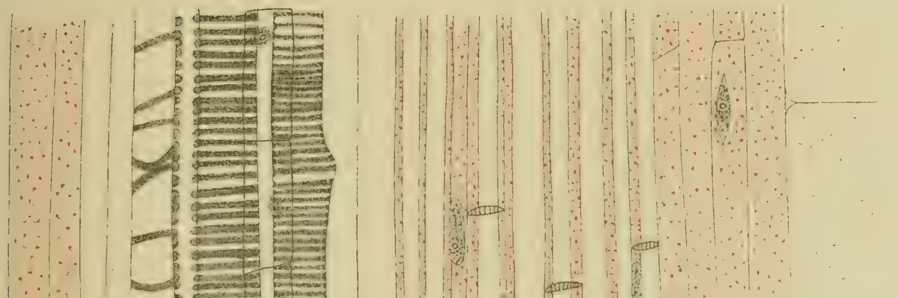
— FIG. 6. — Portion externe d'une coupe longitudinale d'une racine : *cpc*, cellule du parenchyme cortical; ce_1 et ce_2, cellules de l'exoderme; *cv*, cellule du voile à parois lignifiées et à épaississements spiralés et réticulés.

Les cellules ce_2, beaucoup plus courtes que les cellules ce_1, rappellent assez bien des pyramides sphériques tronquées. Leur paroi externe qui pénètre dans le voile est fortement épaissie et gélifiée à l'intérieur : elle se colore fortement en rouge dans une solution aqueuse de fuchsine.

1.



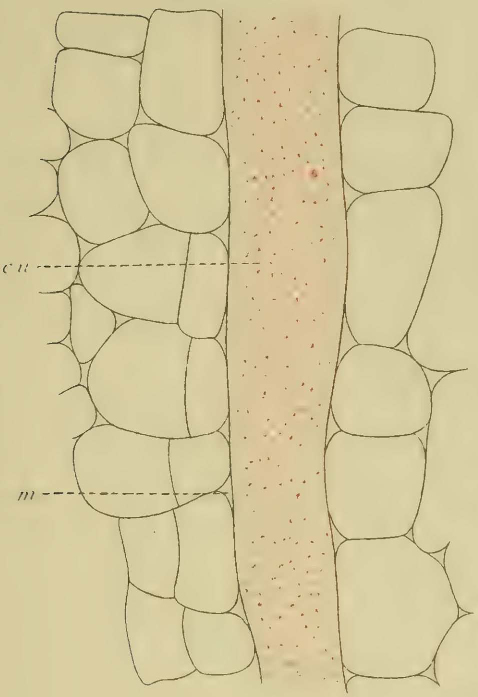
2.



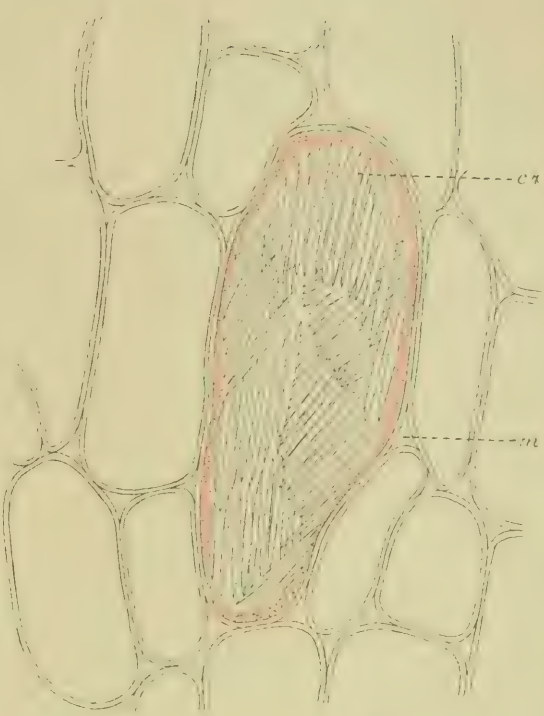
Aut. ad nat. del.

Chromolith. J. L. GOFFART, Bruxelles

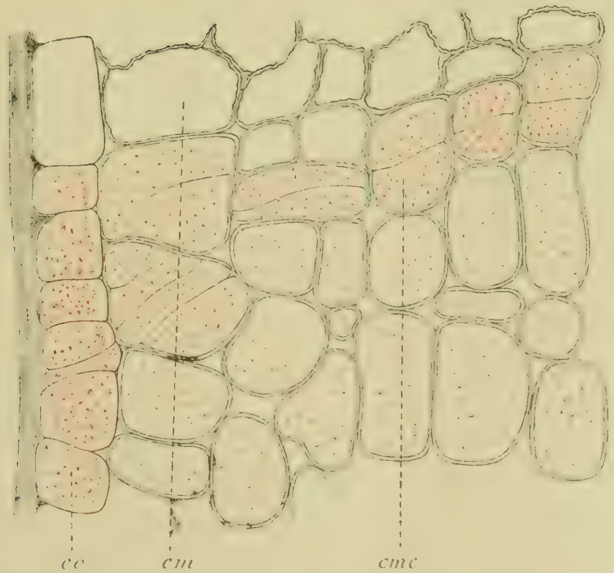
5.



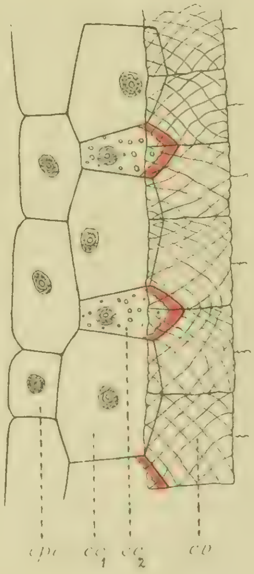
4



3.



6.


ep
ce_1
ce_2
co

Aut. ad nat. del.

Chromolith. J. L. GOFFART, Bruxelles.

SUR
LA
LIMITE DE PETITESSE DES ORGANISMES

PAR

L. ERRERA (*)

On connaît aujourd'hui l'existence d'un certain nombre de microbes tellement petits qu'ils demeurent invisibles sous nos objectifs les plus puissants : ils se révèlent seulement par la très légère opalescence qu'ils donnent aux liquides dans lesquels ils pullulent, par leur aptitude à être retenus sur des bougies filtrantes suffisamment compactes et par leurs effets pathogènes. Tel est le cas notamment pour le virus de la fièvre aphteuse (Löffler), celui de la péripneumonie bovine (Nocard, Roux), celui de la « horse-sickness » (Nocard), celui de la clavelée (Borrel) et, sans doute aussi, celui de la maladie de la mosaïque du tabac (Beijerinck) (**).

Est-on en droit d'espérer que d'ici peu de temps un perfectionnement dans nos microscopes nous permettra d'apercevoir ces « microbes invisibles » ? S'il suffisait pour cela d'augmenter le grossissement, comme on se l'est longtemps imaginé, la chose serait aisée. Mais il n'en est pas ainsi.

(*) Ce travail paraît également dans le *Bulletin de la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, janvier 1903.

(**) On peut se demander s'il n'en est pas de même pour la panachure des végétaux, qui est parfois transmissible par inoculation.

Grâce surtout aux travaux classiques d'Abbe, nous savons que la visibilité des structures très fines dépend de tout autres facteurs : elle s'accroît proportionnellement à l'ouverture numérique de l'objectif et en raison inverse de la longueur d'onde de la lumière utilisée. Reprenant à ce point de vue l'étude dont s'était déjà occupé Helmholtz, le Dr S. Czapski, d'Iéna, particulièrement compétent en ces matières, est arrivé à la conclusion que nos microscopes sont bien près de l'extrême limite de ce qu'on peut attendre d'eux — du moins, comme il a soin de l'ajouter, « avec les moyens actuellement connus, dans les conditions actuellement données, d'après l'état actuel de nos connaissances théoriques (*) ». En effet, même en se servant de l'éclairage oblique, Czapski trouve que l'on ne pourra guère pousser le pouvoir de « résolution » de nos microscopes au delà d'éléments qui aient une largeur de $0^{\mu},10$ à $0^{\mu},13$; et il est intéressant de constater que les plus petits organismes observés jusqu'ici sont précisément de cet ordre de grandeur. Un microbe pathogène pour le Lapin, étudié par Koch (*Micrococcus der progressiven Abscessbildung bei Kaninchen* Flügge = *Micrococcus progrediens* Schröter), ne mesure que $0^{\mu},15$ de diamètre, et une Bactérie colorée, trouvée par Voges dans l'eau (*Pseudomonas indigofera* Migula) (**), n'aurait qu'une largeur de $0^{\mu},06$ sur une longueur de $0^{\mu},18$. Mentionnons

---

(*) S. Czapski, *Die voraussichtlichen Grenzen der Leistungsfähigkeit des Mikroskops.* (Biolog. Centralbl., 1er novembre 1891, p. 611.)

(**) Migula, *Syst. der Bakt.,* II, 1900, pp. 192 et 950. — Une liste de Bactéries rangées suivant leurs dimensions vient d'être commencée par Al. Ramsay, *The Scientific Roll,* Londres. Novembre 1902, p. 174. Elle peut rendre des services; malheureusement, l'auteur y fait preuve de peu d'esprit critique.

encore, en dehors des Bactéries, le *Micromonas Mesnili* de Borrel, que celui-ci rapproche des Flagellates et qui a seulement $0^{\mu},25$ de large sur 3-4^{μ} de long (*).

D'après tout cela, il semble que la recherche optique des « microbes invisibles » n'ait quelque chance d'aboutir dans un avenir prochain que par l'une des trois méthodes que voici. D'abord, par des procédés convenables de fixation et de coloration : leur utilité n'a plus besoin aujourd'hui d'être démontrée; elle apparaît avec évidence lorsqu'il s'agit d'éléments si petits et dont l'indice de réfraction se confond à peu près avec celui du milieu ambiant. Des tentatives dans cette voie seraient d'autant plus justifiées que certaines méthodes de coloration (par exemple celle de Löffler) ont la propriété de dilater en quelque sorte le corps des microbes. En second lieu, suivant une suggestion de Czapski, il faudrait essayer d'un éclairage monochromatique, bleu. Enfin, il y aurait lieu de recourir à la microphotographie, en faisant usage d'objectifs apochromatiques et d'un éclairage par des rayons très réfrangibles : pour l'infiniment petit comme pour l'infiniment lointain, la plaque sensible, grâce à sa faculté d'emmagasiner les radiations et surtout celles dont les longueurs d'onde sont le plus courtes, peut très bien fixer les images trop ténues pour impressionner notre œil.

Mais la flore ultra-microscopique dont nous commençons à soupçonner la richesse conduit à envisager encore un autre problème : j'ai l'occasion de le traiter depuis assez long-

---

(*) A. Borrel, *Comptes rendus de la Société de Biologie,* Paris. Séance du 18 janvier 1902.

temps dans mes cours et je voudrais me permettre de le signaler ici.

Y a-t-il des organismes qui soient extrêmement petits en comparaison des microbes ordinaires, de même que ceux-ci sont extrêmement petits par rapport aux grands animaux et aux grandes plantes? Si l'on considère une Bactérie usuelle de la putréfaction — de l'ancien groupe *Bacterium termo* de Cohn, par exemple — mesurant $1^{\mu},5$ à 2^{μ} de long, on voit que ses dimensions linéaires sont *un million de fois* moindres que celles de l'homme et *cent millions de fois* moindres que celles des arbres les plus élevés (certains *Sequoia* de la Californie et certains *Eucalyptus* de l'Australie atteignent environ 150 mètres de hauteur). A première vue, rien ne semble s'opposer à ce qu'il existe aussi des êtres vivants un million de fois, ou au moins cent mille fois, ou au moins mille fois plus petits que les Bactéries aujourd'hui connues. C'est là cependant ce qu'il importe d'examiner de plus près.

La physique et la chimie mènent, on le sait, à cette idée, que la matière a une structure discontinue, qu'elle est formée de parties très petites, mais non pas infiniment petites, les molécules, constituées elles-mêmes par la réunion d'un certain nombre d'atomes. *Si l'on admet cette hypothèse*, il en découle immédiatement que les êtres vivants, même les plus simples, qui sont des agrégats de molécules complexes et diverses, ne peuvent descendre au-dessous de certaines dimensions minimales : essayons de les déterminer.

Depuis Loschmidt, auquel sont dues les premières estimations, on s'est efforcé d'arriver, par des voies multiples, à des données sur la grandeur absolue et le poids des molécules;

et, chose remarquable, malgré la diversité des raisonnements sur lesquels on s'est fondé, les résultats concordent d'une manière satisfaisante, c'est-à-dire que tous indiquent un même ordre de grandeur : celui des dix-millionièmes de millimètre (ou, si l'on nous permet ce néologisme, des décimillimicrons) pour le diamètre des molécules gazeuses, et des millièmes de millionième de millionième de millionième de milligramme, pour leur poids. Le poids de l'atome d'hydrogène serait, par exemple (*), 8,6 dix-millièmes de millionième de millionième de millionième de milligramme ou $8{,}6 \times 10^{-22}$ milligr. ; par conséquent, le poids de la molécule d'hydrogène :

$$(H_2) = 8{,}6 \times 2 \times 10^{-22} \text{ milligr.},$$

et celui d'une molécule quelconque ayant le poids moléculaire M :

$$(M) = 8{,}6\ M \times 10^{-22} \text{ milligr.} \quad . \ . \ . \ . \ . \quad (1)$$

Appliquons cette valeur à l'estimation du nombre des

(*) NERNST, *Theoretische Chemie*, 3me édit., 1900, pp. 394-395. — Dans le tableau et les valeurs donnés par cet ouvrage, il y a malheureusement plusieurs erreurs de calcul. Il peut donc être utile d'indiquer ici les chiffres rectifiés.

Si l'on représente par L la longueur moyenne du chemin que parcourt une molécule gazeuse, par x la fraction du volume total du gaz, dans les conditions normales de température et de pression, qui est réellement occupée par ses molécules, et par N le nombre de molécules contenues à 0° et à la pression atmosphérique dans un millimètre cube du gaz considéré, on a, d'après la théorie cinétique des gaz :

$$N = \frac{1}{72\sqrt{2}\pi L 3 x^2} = \frac{1}{319{,}7\ L 3 x^2}.$$

atomes d'un élément nécessaire, mais peu abondant, qui existe dans les plus petits microbes mesurés jusqu'ici (*).

Voici maintenant les valeurs de L et de x indiquées par Nernst pour quelques gaz, et les produits L^3x^2 rectifiés :

	$L \times 10^6$	$x \times 10^5$	$L^3x^2 \times 10^{20}$
Protoxyde d'azote N_2O	68	48	7,2
Anhydride carbonique CO_2 . . .	68	50	7,9
Éthylène C_2H_4	58	56	6,1
Chlorure d'éthyle C_2H_5Cl	37	97	4,8
Anhydride sulfureux SO_2	48	62	4,2
		MOYENNE.	$6{,}0 \times 10^{-20}$

D'après cela, le nombre des molécules contenues dans le millimètre cube d'un gaz à 0° et 760 millimètres de pression :

$$N = \frac{1}{319{,}7 \times 6} \, 10^{20} = 5{,}21 \times 10^{16}.$$

Comme 1 millimètre cube d'hydrogène pèse, dans les conditions données, $0^{\text{mgr}}{,}00009$, l'atome d'hydrogène pèse :

$$(\mathrm{H}) = \frac{0{,}00009}{2N} = 8{,}6 \times 10^{-22} \text{ milligr.}$$

(*) MAXWELL (cité dans LEHMANN, *Molekularphysik*, Bd II, 1889, p. 531) a déjà fait des calculs relatifs au nombre des molécules qui composent les plus petits microbes, et EDM. PERRIER (*Les Colonies animales*, 1881, p. 43) a cherché à établir que nous pouvons voir dans nos microscopes des objets de l'ordre de grandeur des molécules des substances albuminoïdes. Mais le raisonnement de ce dernier est fondé sur la supposition inexacte que les images microscopiques se forment par voie purement dioptrique, au lieu qu'elles sont, en grande partie, d'origine interférentielle.

On sait que les Bactéries sont constituées par environ 85 °/₀ d'eau et 15 °/₀ de substance sèche (*). La substance sèche des végétaux renferme d'ordinaire (**) $^{24}/_{10\,000}$ de SO_3, ce qui fait environ $^{1}/_{1000}$ de soufre. En admettant la même proportion pour les Bactéries (non sulfuraires), on ne saurait s'éloigner beaucoup de la vérité; nos Bactéries contiendraient donc

$$\frac{1}{1000} \cdot \frac{15}{100} = 15 \times 10^{-5} \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; (2)$$

de soufre, par rapport à leur poids total.

D'autre part, d'après l'équation (1), l'atome de soufre pèse :

$$8{,}6 \times 32 \times 10^{-22} \text{ milligr.} = 275 \times 10^{-22} \text{ milligr.}$$

Or le *Micrococcus progrediens,* dont il a été question plus haut, ne mesure que $0^{\mu},15$ de diamètre, soit un volume de $^{1}/_{6}\, \pi\, (0^{\mu},15)^3$ = environ $18 \times 10^{-4} \mu^3$; et (en lui supposant la densité de l'eau, ce qui est très près de la vérité) un poids de :

$$18 \times 10^{-4} \times 10^{-9} \text{ milligr.} = 18 \times 10^{-13} \text{ milligr.} \quad . \quad (3)$$

De cette faible masse, le soufre représente, en vertu de l'égalité (2), les $^{15}/_{100\,000}$, soit :

$$15 \times 10^{-5} \times 18 \times 10^{-13} = 27 \times 10^{-17} \text{ milligr.}$$

Divisant par le poids d'un atome de soufre obtenu ci-dessus, on a :

$$27 \times 10^{-17} : 275 \times 10^{-22} = \text{environ } 10\,000.$$

(*) Cf. A. FISCHER, *Vorlesungen über Bakterien,* 1897, p. 50.

(**) ERRERA, *Sommaire du cours de Botanique,* 1898, p. 106.

Le *Micrococcus progrediens* contiendrait donc environ dix mille atomes de soufre.

On arrive à un résultat du même ordre en envisageant le nombre des molécules albuminoïdes qu'un tel microbe peut renfermer.

F. Hofmeister (1898) attribue à l'albumine cristallisée du sérum sanguin la formule moléculaire

$$C_{450}\,H_{720}\,N_{116}\,S_6\,O_{140}\,,$$

ce qui répond à un poids moléculaire de 10 166 (*).

Une telle molécule pèse, en vertu de (1) :

$$8{,}6 \times 10166 \times 10^{-22} = 8{,}7 \times 10^{-18} \text{ milligr.};$$

et les autres albuminoïdes, non cristallisés, ont, sans doute, des molécules plus grosses encore.

Les Bactéries analysées par Nencki renferment environ 14 °/₀ d'albuminoïdes (*) par rapport à leur poids total, ce qui, suivant (3), représente un poids de :

$$\frac{14}{100} \times 18 \times 10^{-13} = 2{,}5 \times 10^{-13} \text{ milligr.}$$

Divisant ce poids par celui que nous venons de trouver comme minimum pour une molécule albuminoïde, nous obtenons :

$$2{,}5 \times 10^{-13} : 8{,}7 \times 10^{-18} = 2{,}9 \times 10^4 ;$$

(*) O. Cohnheim, *Chemie der Eiweisskörper*. Brunswick, 1900, p. 18.

c'est-à-dire que notre *Micrococcus* contient moins, et probablement bien moins, que 30 000 molécules albuminoïdes.

Les deux calculs donnent donc, d'une façon concordante, *un maximum* de quelques dizaines de mille molécules d'albuminoïdes dans le protoplasme des plus petits *Micrococcus* observés.

Et, comme les volumes des organismes semblables sont proportionnels aux cubes de leurs dimensions linéaires, on trouverait de même qu'un *Micrococcus* de $0^{\mu},1$ de diamètre renferme, au maximum, 10 000 molécules de substance albuminoïde et 3000 atomes de soufre ; un *Micrococcus* de $0^{\mu},05$ ne renfermerait qu'un millier de molécules albuminoïdes et quelques centaines d'atomes de soufre ; enfin un *Micrococcus* de $0^{\mu},01$ (soit un quinzième du diamètre du *Micrococcus progrediens*) n'aurait plus qu'une dizaine de molécules albuminoïdes et trois atomes de soufre.

Il faut en conclure, avec un degré de probabilité qui est du même ordre que la probabilité de la théorie moléculaire de la matière, qu'il ne saurait exister des organismes qui soient aux Bactéries ordinaires ce que celles-ci sont aux organismes supérieurs, c'est-à-dire d'une taille un million de fois moindre et, par conséquent, d'un poids un million de millions de millions de fois plus faible. Bien mieux : l'existence de microbes quelques centaines de fois plus petits que ceux que nous connaissons serait déjà une impossibilité.

Les « microbes invisibles » dont nous avons parlé au début de cette étude ne sont donc, très probablement, qu'un peu plus petits que les plus petits des microbes visibles.

(*) Cf. A. FISCHER, *Op. cit.*, p. 50. — (Seconde note de la page précédente.)

Une douzaine seulement de corps simples diversement combinés et une soixantaine de degrés centigrades comme écarts extrêmes de température, telles sont, on le sait, les bornes étroites entre lesquelles se déroule tout le magnifique spectacle de la vie. On vient de voir que la petitesse des organismes a aussi ses limites, et celles-ci ne sont pas fort éloignées de ce que le microscope nous a déjà permis d'apercevoir.

[*P. S.* — Après l'impression de la note qu'on vient de lire et qui reproduit, ainsi que je l'ai dit, des remarques exposées depuis bien des années dans mes cours universitaires, j'ai eu connaissance du *Discours présidentiel* sur la structure moléculaire des organismes, prononcé, en septembre 1901, par le professeur Mac Kendrick, de Glasgow, à la Section de Physiologie de l'Association britannique pour l'Avancement des Sciences (*Report British Association* pour 1901, p. 808). Ce discours intéressant m'avait complètement échappé jusqu'ici, et je le regrette. Discutant le passage de Maxwell (v° « Atom » de l'*Encyclopaedia britannica*, 1875) auquel j'ai fait allusion plus haut (p. 78, note), l'auteur arrive à cette conclusion que les plus petites particules organisées, visibles au microscope, contiennent environ 1250 molécules de matières protéiques. C'est là une estimation assez semblable à la mienne. Si l'on compare les raisonnements et les calculs développés dans la présente communication avec ceux de Mac Kendrick, on verra toutefois aisément que j'aurais diverses objections à faire contre les données sur lesquelles s'appuie le savant physiologiste écossais. Mais il serait oiseux d'y insister, puisque nous sommes dans le domaine des hypothèses et des approximations ; et il suffit de constater que, malgré ces divergences, le sens général de nos conclusions est le même.

Février 1903.]

QUELQUES EXPÉRIENCES

SUR

L'ATTRACTION DES ABEILLES PAR LES FLEURS

PAR

Joséphine WERY

ÉTUDIANTE A L'INSTITUT BOTANIQUE (UNIVERSITÉ DE BRUXELLES) (1)

> Es bedarf offenbar noch weiterer Versuche, um über die Anlockung der Insekten durch die Blumen vermittelst des Geruchs- und Gesichtssinnes Aufschluss zu erhalten.
> (P. KNUTH, *Blütenbiologie,* Bd I, p. 399, 1898.)

§ 1. — Aperçu historique, suivi de quelques observations inédites.

L'importance relative de la couleur et du parfum — des organes vexillaires et des effluves odorants — dans l'attraction exercée par les fleurs sur les Insectes a été très discutée. Pendant longtemps, les différents auteurs qui s'occupèrent de la biologie florale : Sprengel, Ch. Darwin, Delpino, Lubbock, H. Müller, Hildebrand, attribuèrent une importance plus grande à la couleur qu'au parfum.

Cette grande puissance attractive de la couleur expliquerait l'étonnante diversité de coloration des fleurs et aussi les multiples variations de forme et de dimensions des organes colorés, la sélection naturelle, réalisée dans cette direction, ayant eu les Insectes pour agents inconscients.

D'autres chercheurs, Nägeli, Errera et Gevaërt, G. Bonnier, J. Mac Leod, J. Perez, tout en considérant la coloration des fleurs comme un facteur des plus importants, insistèrent toutefois, plus qu'on ne l'avait fait jusqu'alors, sur la valeur attractive du parfum.

---

(1) Ce travail a été publié également dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique* (Classe des sciences), nº 12, pp. 1211-1261, 1904.

La question semblait donc bien être mise au point quand parut, en 1895, un travail de F. Plateau qui jeta quelque désarroi dans les esprits : *Comment les fleurs attirent les Insectes*, première partie (1). L'auteur y exposait une série de jolies expériences sur *Dahlia variabilis*, expériences d'où il concluait notamment que (pour les Compositacées radiées) *ni la forme ni les couleurs vives des capitules ne semblent avoir d'action attractive.*

Ce travail, qui suscita de si vives polémiques, avait — quelque valeur qu'on accorde aux conclusions — un mérite considérable : il tirait définitivement la question du domaine théorique pour la placer sur le terrain expérimental. La chose avait été tentée avant Plateau, mais les essais antérieurs procédaient plutôt du hasard que d'une méthode bien suivie et bien rigoureuse, ou, du moins, ils avaient pour objet l'étude des mœurs des Insectes plus que celle des fonctions des fleurs.

Citons l'expérience classique de Ch. Darwin (2) sur *Lobelia erinus*, d'où il conclut que la corolle colorée est sûrement le guide principal, et l'expérience de J. Anderson (3), qui vit les Abeilles négliger des Calcéolaires dont il avait supprimé les corolles.

G. Bonnier (4), en 1879, soumet les Insectes visiteurs à quelques expériences : il en déduit que le rôle vexillaire attribué aux organes colorés des fleurs pourrait bien avoir été exagéré.

Mais les premières expériences systématiquement menées qui aient précédé les recherches de Plateau sont celles, bien connues, de lord Avebury (sir John Lubbock) (1). Les principaux faits qui ressortent de ses expériences sont :

---

(1) *Bull. de l'Acad. roy. des sciences de Belgique,* 3e sér., t. XXX, no 11, 1895.

(2) Ch. Darwin, *The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the vegetable Kingdom.* London, 1876, p. 420.

(3) J. Anderson, *Gardner's Chronicle,* 1853, p. 431 (cité par Darwin).

(4) G. Bonnier, *Les Nectaires,* étude critique, anatomique et physiologique. (Ann. Sc. nat., Bot., 6e sér., t. VIII, Paris, 1879.) — Analyse critique, *Bot. Zeit.,* 1880, p. 584.

1° Le miel n'exerce guère d'action attractive sur les Abeilles;

2° Les Abeilles paraissent avoir une préférence pour la couleur bleue.

Enfin, H. Müller (2), au cours de ses soigneuses recherches sur la fécondation des fleurs par les Insectes, eut aussi recours à l'expérimentation. Ainsi (3), il plaça sous différentes plaques de verre des pétales de diverses couleurs, sur chacune des plaques il déposa une goutte de miel et constata que les Abeilles manifestent des préférences pour certaines couleurs : donc elles les perçoivent. Dans un autre ouvrage (4), il résume plusieurs de ses observations précédentes sur *Malva sylvestris* et *Malva rotundifolia*, *Lysimachia vulgaris* (variété à fleurs grandes et voyantes, et variété à fleurs petites et ternes), *Euphrasia officinalis* (id.), *Rhinanthus major* et *Rhinanthus minor*, etc., et arrive à la conclusion suivante : *Une fleur est d'autant plus visitée par les Insectes que, toutes autres choses égales, elle est plus voyante.* Mais ses observations comparatives sur *Viola tricolor* et *Viola odorata*, sur *Convolvulus sepium* et *Convolvulus arvensis*, prouvent que les émanations odorantes exercent une action attractive sur les Insectes.

F. Plateau devait apporter dans l'étude de ce problème son ingéniosité d'expérimentation. Il montra tout le danger des raisonnements trop simplistes, à tendances anthropomorphistes. Giltay (1), dans son récent travail, le fait très bien remarquer : « Wie viel vorsichtiger muss man nun aber bei Insekten sein, deren Organisation von der unsrigen so verschieden ist. Ich betrachte es denn auch als ein grosses Verdienst Plateau's, dass er, so viel ich weiss, zum ersten Male der Frage der Anlockung seitens der Krone in detaillierter Weise näher getreten ist und darüber viele Experimente angestellt hat. »

---

(1) J. Lubbock, *Observations on Bees and Wasps.* (Journ. Linn. Soc., Zool., t. XII, p. 128.) — *Ants, Bees and Wasps,* 3e édit., chap. XI, p. 317, 1882. – *On the Senses, Instincts and Intelligence of Animals, with special References to Insects.* (Intern. scientific series, vol. LXV. London, 1888.)

(2) H. Müller, *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten.* Leipzig, 1873. — *Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten.* Leipzig, 1881.

(3) H. Müller, *Versuche über die Farbenliebhaberei der Honigbiene.* (Kosmos, Bd VI, Heft 10, Stuttgart, 1882.)

(4) H. Müller, *Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten.* (Schenk's Handbuch der Botanik. Bd I, p. 35, 1881.)

Je crois inutile de remettre en mémoire les célèbres expériences de Plateau. Rappelons seulement les conclusions auxquelles il arrive à la fin de la cinquième partie de *Comment les fleurs attirent les Insectes* (2), et qu'il résume ainsi :

« *A*. Les Insectes recherchant du pollen ou du nectar ne sont guidés vers les fleurs qui renferment ces substances que *d'une façon très accessoire par la vue.*

---

(1) E. GILTAY, *Ueber die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten*, I. (JAHRB. F. WISS. BOT., Bd XL, H. 3, p. 368, 1904.)

(2) FÉLIX PLATEAU, *Comment les fleurs attirent les Insectes. Recherches expérimentales.* (BULL. DE L'ACAD. ROY. DES SCIENCES DE BELGIQUE, première partie, 3e sér., t. XXX, no 11, 1895; deuxième partie, 3e sér., t. XXXII, no 11, 1896; troisième partie, 3e sér., t. XXXIII, no 1, 1897; quatrième partie, 3e sér., t. XXXIV, nos 9 et 10, 1897; cinquième partie, 3e sér., t. XXXIV, no 11, 1897.)

ID., *Nouvelles recherches sur les rapports entre les Insectes et les fleurs.* (MÉM. DE LA SOC. ZOOL. DE FRANCE. Paris, première partie, 1898; deuxième partie, 1899; troisième partie, 1900, publiée en 1901.)

ID., *La vision chez l'Anthidium manicatum.* (ANN. DE LA SOC. ENTOMOL. DE BELGIQUE, t. XLIII, p. 452, 1899.)

ID., *Expériences sur l'attraction des Insectes par les étoffes colorées et les objets brillants.* (ANN. DE LA SOC. ENTOMOL. DE BELGIQUE, t. XLIV, p. 184, 1900.)

ID., *Observations sur le phénomène de la constance chez quelques Hyménoptères.* (ANN. DE LA SOC. ENTOMOL. DE BELGIQUE, t. XLV, p. 56, 1901.)

ID., *Observations sur les erreurs commises par les Hyménoptères visitant les fleurs.* (ANN. DE LA SOC. ENTOMOL. DE BELGIQUE, t. XLVI, 1902.)

ID., *Les Pavots décorollés et les Insectes visiteurs.* (BULL. DE L'ACAD. ROY. DES SCIENCES DE BELGIQUE, no 11, p. 657, 1902.)

» *B*. Les Insectes sont guidés d'une façon sûre vers les fleurs à pollen ou à nectar *par un sens autre que la vision et qui ne peut être que l'odorat.* »

Les travaux ultérieurs de Plateau défendent les mêmes opinions et s'efforcent de les confirmer; dans les derniers, cependant, il fait des restrictions intéressantes. Nous y reviendrons.

Les expériences de Plateau ont été l'objet d'études critiques remarquables et ont donné l'essor à de nouvelles recherches dans cette voie. Aucun des contradicteurs de M. Plateau ne met le moins du monde en doute ses qualités d'excellent observateur, les critiques portent toutes sur la disposition de ses expériences et sur la légitimité de ses conclusions.

Chr. Schröder (1), qui, lui aussi, attribue une importance considérable au parfum, — et ce à la suite de diverses expériences, — est pourtant loin d'être aussi absolu que Plateau : il constate que des Abeilles butinant sur des *Scorzonera hispanica* sont parfaitement capables de distinguer les boutons et les capitules fanés des capitules frais et qu'elles ne commettent pas les erreurs de vision signalées par Plateau dans la *Vision chez l'Anthidium manicatum.* Il rapporte aussi dans le même travail une autre expérience : des *Syritta pipiens* négligent d'abord des *Chrysanthemum* dont les grandes fleurs radiées ont été coupées, tandis qu'ils visitent activement les *Chrysanthemum* normaux voisins. Plus tard cependant, les visites reprennent sur les capitules mutilés, grâce à de premiers essais fructueux qui se sont renouvelés et ont servi d'exemple. « Jedenfalls, conclut-il, erscheint die Frage der Anlockungsmittel der Blüten für den Insektenbesuch nicht im Plateau'schen Sinne sicher gelöst. »

P. Knuth (2), dans l'annexe à l'introduction de son excellent ouvrage, *Blütenbiologie*, discute les données de Plateau, et, s'appuyant sur des observations de Dahl (1), de Forel et de Delpino, il infirme les appréciations du savant professeur de Gand sur le peu de netteté de la vision chez les Insectes. Il ajoute : « Zahlreiche blütenbiologische Thatsachen sprechen dafür, dass die Blumenkrone für die Anlockung der Insekten eine hervorragende Rolle spielt; warum ist denn sonst überhaupt die Blumenkrone vorhanden, warum sind die Blüten mit so verschiedenartigen bunten Färbungen ausgerüstet, wenn diese nicht der Anlockung der Insekten dienen sollen ? »

---

(1) Chr. Schröder, *Experimentelle Studien über den Blütenbesuch, besonders der Syritta pipiens.* (Allg. Zeitschrift f. Entomol., Bd VI, n° 12, p. 181, juin 1901.)

(2) P. Knuth, *Blütenbiologie.* Leipzig, première partie, pp. 390-399, 1898.

Aug. Weismann (2) ne doute aucunement que beaucoup d'Insectes ne voient les couleurs et ne soient attirés par les grandes fleurs colorées; il fonde spécialement son opinion sur les expériences de H. Müller (*Malva sylvestris*, 51 visites, — *Malva rotundifolia*, 4 visites). Citant les expériences de Plateau, il expose un essai qu'il fit lui-même avec un *Chrysanthemum* artificiel qu'il plaça au milieu de fleurs naturelles de même espèce activement visitées par des papillons diurnes. Il constata que la plupart de ceux-ci passaient très près au-dessus de la fleur artificielle sans s'y arrêter, mais il en vit cependant deux se poser sur la fleur artificielle et y fouiller un moment activement avec la trompe pour s'envoler ensuite. Ils essayaient évidemment, dit l'auteur, d'y puiser le nectar qu'ils avaient trouvé dans les fleurs naturelles et ne s'envolèrent qu'après avoir constaté l'insuccès de leurs tentatives.

Aug. Forel (3), le plus ardent adversaire de Plateau, lui reproche d'avoir tiré de ses expériences des conclusions erronées, de n'avoir pas tenu suffisamment compte de la psychologie et, en particulier, de la mémoire des Insectes. Il reprend plusieurs des expériences de Plateau en les modifiant de façon à éviter les causes d'erreur de ce dernier et arrive ainsi à des résultats tout différents, prouvant que les Abeilles notamment perçoivent la forme et la couleur des objets. Il découle des expériences de Forel (comme de celles de Lubbock) que c'est bien plutôt le goût que l'odorat qui, aidé de la vue, ramène les Abeilles au miel (avec papiers colorés) et aux fleurs. L'odorat ne leur sert qu'à reconnaître le bon endroit à 2 ou 3 centimètres de distance. Son étude sur la faculté d'orientation mène Forel à cette conclusion : « L'orientation est le résultat de l'expérience des sens connus, combinés ou non, surtout de la vue et de l'odorat, selon les cas et les espèces. Dans l'*orientation aérienne,* c'est la *vue* qui prédomine de beaucoup. Dans l'orientation terrestre, l'odorat joue souvent un rôle prépondérant, mais cède le pas à la vue chez beaucoup d'animaux, parmi lesquels les Insectes. Dans l'orientation souterraine et cavernicole, l'odorat et le toucher règnent en maîtres. »

---

(1) Fr. Dahl, *Die Insekten können Formen unterscheiden*. (Zool. Anzeiger, XII, 1889.)

(2) Aug. Weismann, *Vorträge über Descendenztheorie,* t. I, p. 219, 1902.

(3) Aug. Forel, *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten*. Munich, E. Reinhardt, 1901.

Id., *Sensations des Insectes. Critique des expériences faites dès 1887 avec quelques nouvelles expériences;* troisième partie. (Rivista di Biologia generale, n^os^ 1 et 2, vol. III, pp. 7 à 62, 1901; quatrième partie, n^os^ 4 et 5, vol. III, p. 281, 1901.)

C'est à une conclusion très proche de celle-ci qu'arrive E. Andreae (1). Il ressort, en effet, de ses expériences que les Insectes biologiquement supérieurs se laisseraient attirer par la couleur plutôt que par le parfum, tandis que ce dernier facteur serait plus efficace sur les Insectes biologiquement inférieurs. Aux premiers donc se seraient adaptées les fleurs vivement et diversement colorées, tandis que les autres, plus ternes, mais plus parfumées, résulteraient d'une adaptation aux Insectes à physiologie moins différenciée.

Il est bien intéressant de constater qu'à la suite des diverses critiques dont ses affirmations furent l'objet, Plateau lui-même voulut bien admettre qu'il avait été trop absolu. Dès 1899 d'ailleurs (2), on sent une restriction : « *J'admets parfaitement que l'Insecte puisse s'apercevoir à distance de l'existence des fleurs, soit parce qu'il voit les couleurs de la même manière que nous, soit parce qu'il perçoit un*

---

(1) E. ANDREAE, *Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen?* (BEIHEFTE Z. BOT. CENTRALBL., Bd XV, Heft 3, p. 427, 1903.)

(2) F. PLATEAU, *Nouvelles recherches,* deuxième partie. (LOC. CIT.)

contraste quelconque entre ces fleurs et leur entourage; j'admets que, concurremment avec l'odorat, quoique à un bien moindre degré, cette perception visuelle vague puisse diriger l'animal vers l'ensemble de la masse florale... » Il revient pourtant à ses affirmations premières dans quelques travaux ultérieurs (1), mais finalement, dans sa note intitulée : *L'ablation des antennes chez les Bourdons et les appréciations d'Aug. Forel* (2), il tient bon compte des expériences de Forel, qu'il a vérifiées lui-même, et de celles de A. Gorka (3), et énonce une conclusion qui le met d'accord avec ses contradicteurs. « Tout se résume donc en ceci : jusqu'à la date d'apparition de la présente notice, j'ai, dans l'attraction des Insectes par les fleurs, *attribué une action secondaire à la vision et une action prépondérante à l'odorat* (4). » Et il termine en disant : « Que déduire en fin de compte de tout cet exposé ? C'est que si j'ai eu le tort d'attribuer, dans les rapports entre les Insectes et les organes floraux, une prépondérance *exagérée* à l'odorat, mes nombreuses observations et expériences prouvent, ainsi que le déclara un de mes adversaires, le regretté P. Knuth, dans son magnifique ouvrage sur la biologie des fleurs, que *le sens olfactif joue, dans la recherche des fleurs par les Insectes, un rôle beaucoup plus important que ce qui était admis jusqu'alors.* »

La question semble ainsi résolue. Mais cette infirmation par

---

(1) F. Plateau, *Les Pavots décorollés. — Expériences sur l'attraction des Insectes par les étoffes colorées, objets brillants. — Observations sur les erreurs commises par les Hyménoptères visitant les fleurs.* (Loc. cit.)

(2) F. Plateau, *loc. cit.*

(3) A. Gorka, *Die Insekten und die Blumen.* (Rovartani Lapok, V, p. 139.) Analyse détaillée par L.-V. Aigner-Abafi dans *Illustrierte Zeitschrift für Entomol.*, Bd V, nº 4, p. 57, 1900.

L'expérience porte sur des Sphinx dont il a recouvert les antennes de collodion; ils volent, comme les individus normaux, directement aux Phlox, qu'ils recherchent spécialement. D'autre part, il recouvre les yeux d'autres individus d'un vernis noir, les antennes restant intactes; ils se portèrent d'abord sur d'autres fleurs avant de trouver les Phlox. Les deux expériences furent répétées onze fois et donnèrent chaque fois les mêmes résultats.

(4) C'est M. Plateau qui souligne.

Plateau lui-même d'une partie de ses assertions précédentes n'est pas suffisante pour lever le doute que ces dernières avaient suscité dans beaucoup d'esprits, d'autant plus qu'elles avaient été déduites d'expériences dues à un habile observateur et qu'elles avaient fortement attiré l'attention.

C'est pourquoi E. Andreaé (1), J. Perez (2) qui antérieurement déjà s'était intéressé à la question (3), et E. Giltay (4) tout récemment, ont repris méthodiquement l'étude expérimentale de l'attraction des Insectes par les fleurs. Leurs nombreuses observations et expériences mènent à des conclusions qui concordent absolument. Tous trois reconnaissent la fonction vexillaire des organes floraux colorés et sont d'avis que cette coloration est, en général, plus efficace que les effluves odorants.

⁂

Les observations particulières qui suivent, dont quelques-unes sont inédites, émanent de savants distingués et témoignent aussi d'une indiscutable attraction exercée par la forme et par la couleur vive des fleurs.

Houzeau (5) cite le cas d'un *Sphinx* qui cherchait à butiner sur les fleurs peintes d'un papier de tenture.

Burton (6) a vu un *Macroglossa stellatarum* se porter sur les fleurs artificielles du chapeau d'une dame.

---

(1) E. Andreae, *loc. cit.*

(2) J. Perez, *De l'attraction exercée par les couleurs et les odeurs sur les Insectes.* (Mém. de la Soc. des sciences phys. et nat. de Bordeaux, 6e sér., t. III, p. 1, 1903.)

(3) J. Perez, *Notes zoologiques.* (Actes de la Soc. linnéenne de Bordeaux, vol. XLVII, 5e sér., t. VII, p. 250, 1894.)

(4) E. Giltay, *Ueber die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten,* I. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd XL, Heft 3, p. 368, 1904.)

(5) Houzeau, *Études sur les facultés mentales des animaux,* t. I, p. 210.

(6) Burton, *Nature,* t. XVII, p. 162.

G.-J. Romanes (1) communique une observation du révérend M. Bevan et une autre de miss E. Shuttleworth qui, « chacun de son côté, ont vu des Abeilles et des Guêpes faire visite à des images de fleurs sur le papier de tenture d'appartements ». Romanes cite un autre cas encore bien intéressant : « Le naturaliste Couch a vu une Abeille prendre une Actinie (*Tealia crassicornis*), à peine couverte d'une légère couche d'eau, pour une fleur; elle se précipita vers le centre du disque, et, bien qu'elle luttât beaucoup pour se libérer, elle fut retenue jusqu'à ce qu'elle fût noyée et alors fut avalée. »

Un anonyme, qui signe A. J. H., relate dans *Nature*, tome XVII, pages 11 et 162, une observation prouvant que les fleurs artificielles et les dessins colorés peuvent attirer les Insectes.

Kerner von Marilaun (2) appelle l'attention sur le fait que les tapis multicolores de nos prairies présentent rarement, à la fois, toutes les couleurs de fleurs; dans la plupart des cas il n'y a guère, à côté du vert, que deux couleurs qui dominent : blanc et rouge, ou bleu et jaune, ou encore violet et orangé. Ce sont donc ordinairement des couleurs faisant contraste qui apparaissent en même temps côte à côte. Ces contrastes de couleurs, dit-il, doivent avoir pour résultat d'attirer l'attention des Insectes.

Les différentes colorations que présente une même espèce dans diverses régions peuvent s'expliquer par ce contraste de couleurs favorable aux visites des Insectes. L'auteur cite plusieurs exemples : *Campanula trachelium* porte dans certaines régions des fleurs blanches, dans d'autres des fleurs rouges. De même *Viola calcarata* à fleurs blanches ou jaunes suivant les régions, etc.

---

(1) ROMANES, *L'évolution mentale chez les animaux* (Traduction de H. de Varigny), p. 162, 1884.

(2) KERNER VON MARILAUN, *Ueber das Wechseln der Blütenfarbe an einer und derselben Art in verschiedenen Gegenden.* (OESTERR. BOT. ZEITSCHRIFT, 1889, nº 3, pp. 77-78.) — (Cité par LUDWIG, *Ueber neue pflanzenbiologische Untersuchungen,* [BIOLOGISCHES CENTRALBLATT, p. 135, 1889-1890.])

Rappelons aussi l'observation de L. Errera (1), qui, après avoir exposé la cause qui détermine les Insectes à préférer la variété mauve de *Pentstemon* aux autres (cause qui tient uniquement à la structure florale), fait remarquer que « dans un parterre où les cinq variétés sont cultivées pêle-mêle, c'est une chose curieuse que de voir ces Insectes (Hyménoptères, Diptères) voler constamment, sans hésiter, d'une plante mauve à l'autre, en passant au-dessus des autres variétés, comme si elles n'y étaient pas ». Les Insectes reconnaissaient donc la teinte mauve.

M. le professeur L. Errera a bien voulu me communiquer quelques autres observations intéressantes et inédites; je l'en remercie ici tout particulièrement.

1° Près d'Altdorf, en Suisse, M. Errera observe que les portes des diverses ruches d'un même rucher ont été peintes de couleurs différentes, ceci, au dire des apiculteurs eux-mêmes, pour que les Abeilles reconnaissent plus facilement leur demeure.

2° En juillet 1898, lors d'un enterrement à la campagne, l'attention de M. Errera fut attirée par de nombreux Hyménoptères qui, pendant toute une demi-heure, volèrent autour du chapeau d'une paysanne. Ce chapeau était orné de fleurs artificielles : roses jaunes bien épanouies, et pensées; or, les Insectes volaient aux roses et négligeaient les pensées de ce même chapeau. Ces Hyménoptères étaient si nombreux et leur conduite si frappante qu'ils furent remarqués par plusieurs personnes.

3° En juin 1900, M. Errera dispose au milieu d'une vaste pelouse d'une propriété des environs de Bruxelles, dans deux vases pareils, de couleur gris terne, à grande distance l'un de l'autre, en plein soleil, deux bouquets composés chacun d'un même nombre de fleurs des mêmes espèces; mais, tandis que dans l'un les fleurs sont laissées intactes, dans l'autre elles ont été décorollées avec précaution en respectant les nectaires. Les bouquets comprennent : trois grappes fleuries de *Rhododendron*, une grappe d'*Hesperis matronalis*, neuf capitules de *Chrysanthemum leucanthemum*, une branche fleurie de *Diervilla*, un *Papaver orientale* à grande fleur rouge et quatre grandes *Pensées*. A remarquer que ce bouquet de fleurs amputées est encore assez voyant, grâce aux bases colorées des étamines de *Rhododendron*, aux calices blancs des *Hesperis*, aux capitules de fleurs tubulées jaunes des *Chrysanthemum*.

---

(1) L. Errera, *Pentstemon gentianoides et Pentstemon Hartwegi*. Appendice à « *Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs* » par Errera et Gevaert, p. 189, 1878.

Les observations se font alternativement sur les deux bouquets.

Bouquet de fleurs normales. De 3^h35^m à 3^h45^m. Du soleil.		Bouquet de fleurs mutilées. De 3^h50^m à 4 h. Du soleil.
Guêpe	1	
Pieris	2	
Grillon	1	2 Diptères.
Diptères	5	
Total	9	

Remarque : Aucun de ces Insectes n'a sucé le nectar.

En 10 minutes suiv. Soleil.		En 10 minutes. Soleil.	
Hyménoptère	1		
Diptères	5	Hyménoptères suçant assidûment sur Hesperis	2
Total	6	Hyménoptère sur Chrysanth.	1
		Microlépidoptère	1
En 10 min. Soleil intermittent.		Diptère	1
Hyménoptère	1	Hyménoptère	1
Diptères	7	Total	6
Total	8		
Total : 23 visites en 30 minutes.		Total : 8 visites en 20 minutes.	

Ce qui représente : *46* visites à l'heure pour le bouquet de fleurs normales et *24* visites à l'heure pour le bouquet de fleurs décorollées.

4° M. L. Errera a constaté plusieurs fois des erreurs commises par des Insectes confondant des fleurs de *même couleur*, notamment *Veronica triphyllos* et *V. hederaefolia* (1). Il est vrai, comme l'ajoute ce savant dans ses notes manuscrites, que beaucoup de fleurs peu voyantes attirent les Insectes : *Réséda*, *Teucrium*, *Héliotrope* et tant d'autres, mais cela n'empêche qu'au total la couleur soit une enseigne précieuse permettant aux Insectes de reconnaître aisément leur hôtellerie préférée.

5° M. Errera m'autorise à transcrire ici une communication qui lui fut faite par M. le professeur Strasburger. Celui-ci a vu à Gênes un Papillon (*Macroglossa stellatarum* L.) se porter sur des fleurs rouges d'Oléandre du papier peint d'une chambre : le Papillon cherchait à visiter une à une les fleurs, tout comme il l'eût fait sur des fleurs naturelles.

Enfin, M. le professeur Ch. Van Bambeke me permet de citer une observation qu'il fit récemment et qui s'ajoute aux précédentes : « Par une journée d'été de l'année courante, me promenant au parc, à Gand, je vis un *Pieris brassicæ* se diriger vers un fragment de papier, rappelant par sa couleur celle du chou rouge, s'y poser un instant, mais se retirer brusquement, après avoir pris contact avec le corps en question. »

Les quelques observations et expériences qui suivent viennent s'ajouter à celles qui précèdent et à celles d'Andreae, de Perez et de Giltay. La conclusion qu'on en peut tirer est la même. Elles ne se distinguent que par les détails dans les procédés employés et par leur limitation à un seul genre et même à une seule espèce d'Insectes, afin d'éviter une généralisation prématurée.

---

(1) Rapprochons de ceci une observation de Delpino (*Ult. oss.*, II, p. 10). Il voit une Abeille, butinant dans une prairie des environs de Vallombrosa, confondre fréquemment *Bellis perennis* avec *Anemone nemorosa*, dont elle recueillait le pollen : les deux espèces de fleurs étaient à peu près également réparties dans la prairie; et les observations analogues de H. Müller sur *Viola* et *Hyacinthus* et de Darwin sur *Erica* et *Calluna*.

§ 2. — Disposition des expériences et précautions prises.

A la suite d'une discussion des expériences de M. Plateau, MM. Errera et Massart m'engagèrent à faire une série d'expériences tendant à vérifier si la corolle et autres organes colorés exercent une attraction sur les Insectes, et si cette attraction est moindre ou plus grande que celle exercée par le parfum.

Mes premières observations, faites en juin 1903 au Jardin botanique de Bruxelles, sur des bouquets corollés et décorollés, me conduisirent à cette remarque, — signalée depuis dans le travail d'Andreae (1), — que les divers Insectes se comportent différemment vis-à-vis des deux facteurs : couleur et parfum. Les Insectes hautement évolués, Hyménoptères supérieurs (*Apis* et *Bombus*), visitent en beaucoup plus grand nombre les fleurs corollées que les fleurs décorollées; les *Eristalis* aussi manifestent une préférence marquée (moindre cependant) pour les fleurs munies de leurs organes éclatants. Quant aux Mouches et aux petits Diptères, ils se portent à peu près indifféremment sur toutes les fleurs; pour ces derniers Insectes, il est possible (la chose est à vérifier) que l'attraction par le parfum soit plus efficace que celle par la couleur. Mais il est évident, en tout cas, que pour les divers Insectes, il y a des différences de degré dans la puissance d'attraction de ces deux attributs des fleurs (2).

---

(1) E. ANDREAE, *loc. cit.*

(2) W.-O. FOCKE, *Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtansatz bei Blütenpflanzen* (ABH. NATURW. VER., Bremen, XI, 1890, pp. 412-422), résume ainsi une partie de ses observations sur le pouvoir visuel des Insectes : « Die Falter und Fliegen werden in vielen Fällen vorzugsweise durch den Geruchssinn zu den gesuchten Pflanzen geleitet; für die Hymenopteren dagegen dient der Geruch nur ausnahmsweise als wesentliches Hülfsmittel zur Auffindung honigführender Blumen (z. B. bei den Linden). » Et plus loin : « Der Farbensinn der einzelnen Insektenarten ist in verschiedenem Grade und in verschiedener Richtung entwickelt. » (Cité par P. KNUTH, *Blütenbiol.*, 1898, Bd I. pp. 169-170.)

Il ne me paraît donc pas légitime de grouper ensemble (comme cela fut fait précédemment), pour l'étude d'un facteur, des organismes qui réagissent différemment vis-à-vis de ce facteur. Et, dès lors, je n'ai tenu compte, dans mes expériences ultérieures, que des visites d'une seule espèce d'Insectes : les seules Abeilles. Ceci explique en partie, je crois, que je sois arrivée à des résultats différant de ceux de M. Plateau. Dans les premières expériences, alors que j'additionne tous les Insectes visiteurs, j'obtiens une supériorité dans le nombre de visites aux fleurs corollées, mais moins manifeste que lorsque je ne compte que les Abeilles de part et d'autre.

Les conditions bien déterminées dans lesquelles j'ai fait mes expériences, sur les conseils de MM. Errera et Massart, expliquent également la différence de mes résultats d'avec ceux de M. Plateau. Les bouquets ou les récipients renfermant les objets destinés à attirer les Insectes étaient toujours éloignés l'un de l'autre de plusieurs mètres, et suffisamment isolés pour éviter toute cause d'erreur suscitée par l'action d'autres facteurs attractifs voisins.

De plus, au cours de chaque expérience, je changeais fréquemment les bouquets et récipients de place, parfois en mettant l'un là où se trouvait l'autre et réciproquement, parfois en les mettant tous deux à des endroits nouveaux. De cette façon, la mémoire si fidèle des Abeilles était mise en échec et cette cause d'erreur très importante était évitée.

Les résultats des expériences de 1903 diffèrent assez sensiblement de ceux de 1904, parce que — et ceci prouve l'importance des précautions ci-dessus indiquées — je ne me suis pas placée alors dans d'aussi bonnes conditions que cette année. Le champ expérimental dont je dispose actuellement, grâce à l'obligeance de M. Massart, est dépourvu de fleurs dans toute la partie où je fais mes expériences. Les quelques parterres de fleurs qui se trouvent tout au fond du champ, à gauche de la ruche, ne peuvent en rien influencer mes expériences : ils sont trop éloignés de moi, un grand espace *libre de toute culture* me sépare de la ruche, et les Abeilles qui visitent les fleurs ou autres objets mis en expérience, volent droit de la ruche vers moi; ce n'est donc jamais *par hasard*, *en butinant de-ci de-là*, qu'elles y viennent, c'est en *obéissant directement à l'attraction*.

J'ai toujours soin de ne pas laisser plus que de raison mes bouquets exposés aux visites des Insectes. Aussitôt une expérience finie, je cache tout mon matériel entre des arbustes touffus. Je rentre même les bouquets de fleurs artificielles, car plusieurs visites vaines mettraient les Abeilles en défiance vis-à-vis de ces fleurs.

Je veille, pour autant du moins que la chose soit possible, à ne pas compter plusieurs fois une même Abeille qui reviendrait à différentes reprises au bouquet. Les Abeilles ont, en effet, l'habitude de quitter, de temps à autre, les fleurs sur lesquelles elles butinent, pour y revenir ensuite après avoir décrit alentour un assez grand cercle. Mais je les suis dans leur vol et je ne compte pas comme visite nouvelle leur retour au bouquet. Après quelque temps d'observation, on sait d'ailleurs distinguer aisément une Abeille nouvellement attirée de celle qui revient de la courte excursion dont je viens de parler : le vol de la première est généralement plus droit et plus rapide que celui de la seconde. Il est évident cependant qu'au cours d'une expérience qui dure une ou deux heures et davantage, on peut avoir plusieurs fois la visite des mêmes Abeilles, soit qu'elles aient fait une exploration plus lointaine et que l'on n'ait pu les suivre, ou qu'elles soient entre-temps retournées à la ruche. Mais dans ces deux cas ne peuvent-elles pas être considérées comme des Abeilles nouvelles, car elles ont évidemment le souvenir de plusieurs endroits où elles ont pu récolter, et ne répondent-elles pas de nouveau à l'attraction la plus vive? Je ferai remarquer d'ailleurs que si j'ai dû noter forcément plusieurs fois les mêmes Abeilles revenant aux mêmes fleurs, guidées par la mémoire, il suffit d'un moment de réflexion pour comprendre que l'erreur a dû être faite toujours plutôt en faveur du facteur parfum qu'en faveur du facteur couleur : le premier étant toujours représenté dans mes expériences par des fleurs décorollées possédant encore leur nectar ou leur pollen, par des fleurs odoriférantes ternes, par des fleurs dissimulées sous du feuillage ou bien par du miel (dans tous les cas donc les visites sont fructueuses), tandis que le second facteur (couleur) est représenté par des fleurs naturelles corollées et librement exposées, par des fleurs naturelles corollées mais enfermées dans un cylindre de verre ou par des fleurs artificielles (dans tous les cas, sauf dans le premier, les visites sont infructueuses). Cette objection ne saurait donc, semble-t-il, avoir de prise sur mes expériences, ou plus justement sur les conclusions à en tirer.

Il arrive souvent qu'une Abeille, après avoir visité une fleur du bouquet ou s'y être simplement posée, aille se porter sur d'autres fleurs du même bouquet; elle n'est comptée qu'une fois puisqu'il n'y a eu qu'*une* attraction : celle qui a déterminé l'Insecte à se poser sur la première fleur; c'est ensuite en butinant, en se promenant, qu'elle s'est portée sur les autres, et non en réponse à une nouvelle attraction directe s'exerçant au loin.

La mutilation pourrait, m'objectera-t-on, avoir eu pour résultat la suppression du parfum dans la fleur. J'emploie souvent des fleurs à pollen, et lorsque j'utilise des fleurs à nectar, j'apporte dans la décorollation suffisamment de précaution pour que les nectaires soient respectés. A ce propos, il faut noter que Plateau dissuade d'expérimenter sur des fleurs coupées, parce que, d'après lui, les Insectes s'en méfient. Je n'ai point remarqué cela, et sauf dans les cas de température défavorable, alors que les Insectes étaient très peu abondants dans tout le jardin, mes fleurs coupées ont toujours été activement visitées par de nombreux Insectes de diverses espèces.

Dans la préparation des expériences, je n'ai jamais négligé de prendre toutes les précautions prescrites par Plateau. Je me lavais soigneusement les mains, je veillais à n'avoir pas de parfum sur moi. Les ciseaux, pinces, etc., que j'employais pour cueillir et décoroller les fleurs étaient neufs et ne m'ont servi qu'à cet usage. Chacun d'eux avait sa gaine neuve aussi; je les transportais rarement et en tout cas jamais dans ma poche, mais dans un petit sac spécialement destiné à cet emploi. Les fleurs n'étaient point touchées avec les doigts, je ne les maniais qu'avec des pinces, et j'avais recommandé à la personne qui s'était chargée de la confection des fleurs artificielles de prendre autant que possible les mêmes précautions.

D'après Plateau et d'autres auteurs, les fleurs artificielles n'attireraient pas les Insectes et les mettraient même plutôt en défiance. J'ai donc été étonnée de voir des fleurs d'étoffe attirer puissamment les Abeilles. Il est vrai qu'elles avaient été faites sur le modèle de fleurs naturelles et qu'elles les imitaient aussi fidèlement que possible. Je les disposais dans du feuillage naturel, si bien que pour nos yeux la confusion était facile entre le bouquet de fleurs naturelles et celui de fleurs artificielles. Il est possible que les Insectes n'aient pas la même perception des couleurs que nous; certains auteurs se prononcent cependant pour une analogie très grande entre la perception visuelle des Insectes et celle des Vertébrés (1).

Quoi qu'il en soit, les Abeilles remarquaient parfaitement les fleurs artificielles mises en expérience, et, chose essentielle, au point de vue qui nous occupe, il en résultait une attraction incontestable.

Certaines de mes expériences (répétitions de précédentes d'ailleurs) ne sont pas notées, parce que — par suite de températures défavorables — elles n'ont donné qu'un trop petit nombre de visites. Mais jamais ces expériences peu fructueuses n'ont donné de résultats inverses de ceux des autres indiquées ci-après, sans quoi je les aurais signalées.

Le nombre total des visites notées au cours de mes vingt-neuf séries d'observations pourra paraître relativement peu élevé. Je me permettrai toutefois de faire remarquer que lorsqu'on ne tient compte, comme ici, que d'Insectes d'une seule espèce, il faut un laps de temps souvent très long pour avoir un chiffre de visites quelque peu frappant, que ce chiffre correspond à un nombre très élevé de visites d'Insectes quelconques et que ce chiffre, par conséquent, est plus décisif qu'il ne paraît à première vue.

Avant d'exposer mes expériences, je me fais un réel plaisir d'exprimer ici ma profonde reconnaissance à mes savants professeurs, MM. Errera et Massart, pour le soutien constant que j'ai trouvé en eux, pour l'intérêt avec lequel ils ont suivi mes expériences, m'aidant de leurs conseils et de leur science.

---

(1) J. CHATIN, dans *Contribution expérimentale à l'étude de la chromatopsie chez les Batraciens, les Crustacés et les Insectes,* Paris, 1881.

Les recherches bibliographiques m'ont été particulièrement facilitées par M. Errera et par M. Schouteden, de la Société entomologique; je les en remercie chaleureusement, ainsi que M^me^ Hettema, M. Deffet, M^lle^ Tondeur, M. Commelin, assistant à l'Institut botanique, et mon père qui, successivement, voulurent bien mettre leur temps et leur patience à ma disposition pour les observations simultanées de différents bouquets.

§ 3. — Compte rendu des expériences.

Expériences faites au Jardin botanique de Bruxelles.

Juin 1903.

Deux bouquets sont placés à une dizaine de mètres de distance l'un de l'autre, dans un enclos à peu près dépourvu de fleurs. L'un des bouquets est composé de fleurs naturelles intactes, l'autre d'un même nombre des mêmes fleurs décorollées.

I. — *Observation du 20 juin 1903.* De 2 h. à 3h40m. Peu de soleil, peu de vent. Nous sommes deux pour l'observation simultanée des deux bouquets, que nous changeons de place toutes les vingt minutes.

	Fleurs intactes.		
	Insectes visiteurs.		Abeilles.
Epilobium spicatum . . .	14	dont	7
Malva sylvestris	4	—	2
Total . . .	18	—	9

Fleurs décorollées.

	Insectes visiteurs.		Abeilles.
Epilobium spicatum . . .	12	dont	5
Malva sylvestris	3	—	1
Total . . .	15	—	6

Remarque. — L'Épilobe décorollé présente encore des organes de teinte éclatante : pédicelle, calice, étamines, stigmates. Dans les expériences suivantes, je supprime le calice de cette fleur.

II. — *Observation du 22 juin 1905.* De 2 h. à 4 h. Soleil par intermittences. Assez bien de vent. Nous procédons comme précédemment :

Fleurs intactes.

	Insectes visiteurs.		Abeilles.
Epilobium spicatum . . .	15	dont	11
Antirrhinum majus . . .	4	—	3
Pensées	0	—	0
Total. . . .	19	—	14

Fleurs mutilées.

	Insectes visiteurs.		Abeilles.
Epilobium spicatum . . .	12	dont	6
Antirrhinum majus . . .	1	—	0
Pensées	0	—	0
Total . . .	13	—	6

Remarque. — On s'étonnera peut-être de l'emploi d'*Antirrhinum*, après l'explication donnée par Plateau (1) du fait que les *Bombus* négligent des *Antirrhinum* décorollés; mais cette explication a été réfutée par Aug. Forel (1).

---

(1) F. PLATEAU, *Comment les fleurs attirent les Insectes.* (BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE, deuxième partie, t. XXXII, nº 11, p. 527, 1896.)

III. — *Observation du 25 juin 1903.* De 2h30m à 4 h. Belle journée ensoleillée. Nous procédons comme précédemment :

	Fleurs intactes.		
	Insectes visiteurs.		Abeilles.
Epilobium spicatum . . .	20	dont	16
Symphytum officinale . .	4	—	2
Antirrhinum majus . . .	3	—	2
Total . . .	27	—	20

	Fleurs mutilées.		
	Insectes visiteurs.		Abeilles.
Epilobium spicatum . . .	16	dont	6
Symphytum officinale . .	5	—	0
Antirrhinum majus . . .	3	—	0
Total . . .	24	—	6

Il convient d'attirer spécialement l'attention sur cette expérience, où apparaît le mieux le fait signalé au début du paragraphe précédent : le rapport des visites sur fleurs intactes et fleurs décorollées n'est que de 27 : 24 pour les Insectes quelconques, tandis qu'il est de 20 : 6 pour les Abeilles.

IV. — *Expérience faite à Lembecq-lez-Hal, 28 juin 1903.* Belle journée très ensoleillée. Ciel très pur.

Les observations portent sur deux bouquets composés d'un même nombre de *Centaurea cyanus,* de *Papaver rhœas,* de *Pyrethrum leucanthemum.* Dans l'un, les fleurs sont laissées intactes. Dans l'autre, les Coquelicots ont été décorollés, les grandes corolles bleues des fleurs périphériques des Bluets ont été coupées, les grandes lèvres blanches des fleurs périphériques des grandes Marguerites ont été coupées également. Les deux bouquets sont placés à 25 mètres de distance, dans un jardin à peu près dépourvu de fleurs, lequel est lui-même entouré de champs de pommes de terre non en fleurs et d'un champ de froment. Il y a deux ruches dans une maison distante de 500 mètres environ.

---

(1) Aug. Forel, *Critique des expériences,* etc. (Rivista di Biologia, 1901, nos 1-2, p. 55.)

Les observations se font simultanément auprès des deux bouquets et se prolongent pendant 2h20m.

	Fleurs intactes.		
	Insectes visiteurs.		Abeilles.
Centaurea cyanus	40	dont	28
Papaver rhœas	1	—	0
Pyrethrum leucanthemum .	2	—	1
Total . . .	43	—	29

	Fleurs mutilées.		
	Insectes visiteurs.		Abeilles.
Centaurea cyanus	22	dont	10
Papaver rhœas	1	—	0
Pyrethrum leucanthemum .	4	—	0
Total . . .	27	—	10

Remarque. — Les fleurs et inflorescences mutilées, utilisées pour cette expérience, sont encore très voyantes.

EXPÉRIENCES FAITES AU JARDIN BOTANIQUE DE BRUXELLES.

Août-septembre 1904.

Les observations se font dans le champ expérimental de M. Massart. C'est un grand enclos ne renfermant, pour le moment, que quelques plates-bandes de fleurs, tout au fond, là où se trouve la ruche. Je me place à l'autre bout, dans un grand espace dépourvu de toute culture.

Les observations portent sur deux bouquets, l'un composé de fleurs intactes, l'autre de fleurs décorollées. Je suis seule et observe les bouquets alternativement pendant vingt minutes. Après chaque série, je change les vases de place.

V. — *Observation du 26 août 1904.* De 11 h. à 12h20m. Soleil par intermittences. Ciel très nuageux. Vent assez fort. Je ne tiens plus compte que des Abeilles.

	Corollées.	Décorollées.
Malva sylvestris	6	0
Dahlia variabilis	1	1
Antirrhinum majus	0	0
OEnothera Lamarckiana . .	2	0
Total	9	1

VI. — *Observation du 27 août 1904.* De 9h25m à 10h5m. Du soleil. Ciel nuageux. Un peu de vent.

	Corollées.	Décorollées.
Dahlia variabilis	6	1
Antirrhinum majus	4	5
Total	10	6

VII. — *Même jour.* De 10h35m à 11h55m.

	Corollées.	Décorollées.
Dahlia variabilis	3	1
Antirrhinum majus	3	0
Eschscholtzia	2	0
Total	8	1

VIII. — *Même jour.* De 2h40m à 4h40m.

	Corollées.	Décorollées.
Dahlia variabilis	7	4
Antirrhinum majus	5	0
Eschscholtzia	8	1
Viola tricolor	4	0
Total	24	5

IX. *Observation du 28 août 1904.* De 10^h40^m à 11^h40^m. Matinée très ensoleillée. Ciel pur. Vent du Nord.

	Corollées.	Décorollées.
Dahlia variabilis	1	1
Eschscholtzia	4	1
Antirrhinum majus	0	0
Total	5	2

X. *Observation du 29 août 1904.* De 9^h25^m à 11^h25^m. Journée bien ensoleillée. Ciel peu nuageux. Assez de vent.

	Corollées.	Décorollées.
Dahlia variabilis	6	2
Eschscholtzia	4	1
Viola tricolor	0	0
Total	10	3

Je clos ici les séries d'expériences avec deux bouquets, l'un à fleurs corollées, l'autre à fleurs décorollées. En ne tenant compte que des seules Abeilles, nous avons donc :

	Corollées.	Décorollées.
Total des visites (séries de 1903).	72	28
— (— 1904).	66	18
Total	138	46

Conclusion. — Les Abeilles sont manifestement plus attirées par les fleurs munies de leurs organes colorés que par les mêmes fleurs privées de ces organes colorés. Le rapport est de 3 : 1.

XI. — *Expérience du 6 septembre 1904.* De 9^h45^m à 11^h5^m. Journée bien ensoleillée. Peu de vent.

Je place à 6 mètres de distance l'un de l'autre, deux récipients : l'un, un cristallisoir renfermant du miel, l'autre, un vase avec un bouquet de fleurs naturelles corollées. Les observations se font simultanément; toutes les vingt minutes nous changeons les récipients de place.

	Bouquet de fleurs corollées.	Miel.
Coreopsis . . .	31 Abeilles.	0 Abeille.
Helenium . . .	18 —	0 —
Total . .	49 —	0 —

XII. — *Expérience du 10 septembre 1904*. De $9^{h}20^{m}$ à $10^{h}20^{m}$. Ciel nuageux. Soleil par intermittences; assez bien de vent. Reprise de l'expérience précédente. Même façon de procéder.

	Bouquet de fleurs corollées.	Miel.
Coreopsis . . .	9 Abeilles.	0 Abeille.
Helenium . . .	4 —	0 —
Cosmos. . . .	0 —	0 —
Total . .	13 —	0 —

Remarque. — Deux Abeilles passent au-dessus du cristallisoir à miel sans s'y arrêter.

Total pour ces deux expériences qui ont duré ensemble $2^{h}20^{m}$.

Bouquet de fleurs corollées.	Miel.
62 visites d'Abeilles.	0 visite d'Abeille.

XIII. — *Deuxième expérience du 10 septembre 1904*. De $10^{h}20^{m}$ à $11^{h}45^{m}$. Du soleil. Peu de vent.

On dispose aux mêmes places que précédemment deux récipients : l'un renfermant du miel, l'autre un bouquet de fleurs naturelles corollées, des Compositacées jaunes : *Taraxacum officinale, Helenium, Coreopsis*. Mais cette fois le bouquet est recouvert d'une grande cloche. Il s'agit de voir si les Abeilles viendront vers le bouquet, où le facteur couleur seul est en jeu, ou vers le cristallisoir avec miel, où le facteur parfum seul intervient. Quand une buée trop forte s'est condensée sur les parois de la cloche, j'interromps l'observation pour soulever un moment la cloche et nous changeons alors les récipients de place.

Bouquet sous cloche.	Miel.
—	—
12 Abeilles.	0 Abeille.

A 11h45m, au moment de clôturer l'expérience précédente, je fixe dans le miel deux *Eschscholtzia*. Au bout de deux minutes, une Abeille vient visiter un *Eschscholtzia*, puis longe le pédicelle de la fleur et suce le miel avidement.

Conclusion des expériences XI-XII-XIII. — Les Abeilles n'ont pas été attirées par le miel (1), tandis qu'elles l'ont été puissamment par les fleurs naturelles corollées librement exposées : soixante-deux visites en 2h20m ; et assez bien aussi par les fleurs naturelles corollées sous cloche de verre : douze tentatives en 1h25m.

XIV. — *Expérience du 11 septembre 1904.* De 9h30m à 11h30m. Soleil par intermittences, mais chaud. Ciel nuageux. Peu de vent, très doux. Je place aux mêmes endroits qu'hier deux bouquets semblables, composés de neuf *Eschscholtzia* et de deux *Dahlia*. L'un des bouquets est fait de fleurs naturelles corollées munies de leur feuillage, l'autre de fleurs artificielles aussi bien imitées que possible. J'ai fixé ces fleurs artificielles au moyen de minces fils de fer dans du feuillage naturel des deux plantes en expérience, en donnant à ces fleurs l'attitude qu'elles ont dans le bouquet naturel. Toutes les vingt minutes, les bouquets sont changés de place.

---

(1) Il pourra sembler étrange que le miel n'ait pas attiré les Abeilles pendant 3h45m d'observation. Je ferai remarquer que les célèbres expériences de Lubbock et celles, plus récentes, d'Andreae prouvent aussi que le miel à lui seul n'attire guère les Abeilles.

Fleurs naturelles.	Fleurs artificielles.
—	—
17 Abeilles.	15 Abeilles.

Les Abeilles viennent aux deux bouquets d'un vol direct (souvent de haut). La plupart des Abeilles se posent à peine sur le bouquet artificiel, elles s'aperçoivent rapidement de l'erreur dans laquelle elles sont tombées et s'envolent aussitôt; trois d'entre elles n'ont même fait que frôler le bouquet. Mais j'en ai remarqué deux qui ont visité complètement la fleur sur laquelle elles s'étaient posées, la contournant de toutes manières, fouillant même entre les étamines, pour ne s'envoler qu'ensuite. L'une d'elles, après s'être éloignée un peu du bouquet, y est revenue une fois encore comme pour se bien convaincre de son erreur.

XV. — *Expérience du 12 septembre 1904.* De 10 h. à $10^{h}40^{m}$. Soleil tamisé par la brume, dissimulé fréquemment derrière d'épais nuages. Un peu de vent.

Je reprends l'expérience précédente en procédant de même.

Fleurs naturelles.	Fleurs artificielles.
—	—
5 Abeilles.	4 Abeilles.

Résultat pour ces deux séries :

Fleurs naturelles.	Fleurs artificielles.
17 Abeilles.	15 Abeilles.
5 —	4 —
22 —	19 —

Conclusions des expériences XIV et XV. — Ces expériences comparatives prouvent : 1° que les fleurs artificielles, telles que je les ai disposées, attirent parfaitement les Abeilles; 2° qu'elles les attirent presque autant que les fleurs naturelles. Dans les conditions où j'ai expérimenté,

(Forme + couleur + parfum) : (forme + couleur) = 22 : 19.

XVI. — *Deuxième expérience du 12 septembre 1904.* De 10h40m à 11h10m. Le bouquet de fleurs artificielles reste librement exposé aux visites des Abeilles, mais le bouquet de fleurs naturelles corollées est placé dans un grand bocal de verre recouvert d'un disque de verre. Ce dispositif remplace avantageusement la cloche utilisée dans l'expérience XIII. La cloche devait être enlevée complètement pour permettre l'évaporation de la buée déposée sur les parois. Ici, il suffit de soulever un moment le disque. De cette façon on n'agite pas le bouquet, on risque moins de détériorer les fleurs et le déplacement — que je ne négligeais jamais — se fait plus facilement. De plus, la boule surmontant la cloche formait lentille et il m'a paru que ceci pouvait être une cause d'erreur.

Fleurs naturelles corollées dans bocal fermé.	Fleurs artificielles.
—	—
3 Abeilles viennent heurter les parois du bocal.	4 Abeilles.

XVII. — *Expérience du 14 septembre 1904.* De 10 h. à 10h30m. Ciel très nuageux. Je profite du seul moment où le soleil apparaisse pour reprendre l'expérience précédente que je n'avais pu prolonger suffisamment et dont les résultats me sont nécessaires pour m'assurer que les autres expériences, où j'emploie les fleurs artificielles, sont à l'abri de la critique.

Fleurs naturelles corollées dans bocal en verre, fermé.	Fleurs artificielles.
—	—
2 Abeilles.	2 Abeilles.

Total pour ces deux expériences, *qui n'ont duré ensemble que cinquante minutes :*

Fleurs naturelles dans bocal fermé. . .	3 + 2 = 5 Abeilles.
Fleurs artificielles	4 + 2 = 6 —

Conclusion. — Il n'y a guère de différence entre l'attraction exercée par des fleurs naturelles corollées dont on aurait supprimé le parfum et des fleurs artificielles de même forme et de même couleur, les deux bouquets ayant le même feuillage.

(Forme + couleur) (fl. natur.) : (forme + couleur) (fl. artific.) = 5 : 6

Il y a attraction un peu plus faible par les premières, sans doute à cause de la paroi de verre. Les fleurs naturelles dont on veut supprimer le parfum peuvent donc parfaitement être remplacées par des fleurs artificielles.

XVIII. — *Expérience du 17 septembre 1904.* — De 9h20m à 10h40m. Ciel très pur. Du soleil. Assez de vent.

Observation simultanée de deux bouquets placés à 6 mètres de distance, composés l'un de fleurs naturelles (9 *Eschscholtzia*, 3 *Dahlia*), soigneusement décorollées, l'autre, des mêmes fleurs artificielles et en même nombre, celles-ci étant corollées et disposées comme précédemment dans du feuillage naturel.

Fleurs artificielles	Fleurs naturelles décorollées.
11 Abeilles	6 Abeilles.

Remarque. — Des six Abeilles qui ont visité les fleurs naturelles décorollées, cinq se sont portées sur les capitules mutilés des trois *Dahlia*, encore assez voyants grâce aux fleurs jaunes qui y subsistent. Une seule Abeille s'est posée en premier lieu sur l'un des neuf *Eschscholtzia*, fleurs à pollen, qui ne sont guère visibles décorollées.

Conclusion. — Cette expérience, mieux encore que les premières expériences comparatives avec fleurs naturelles corollées et fleurs naturelles amputées, prouve que les organes colorés des fleurs jouent un rôle vexillaire indiscutable.

J'attribue la différence des rapports de visites entre ces premières expériences (1 à 5) et celle-ci (6 à 11) au fait que cette dernière porte surtout sur des fleurs à pollen, non parfumées (*Eschscholtzia*), chez lesquelles la visibilité joue un rôle plus important, tandis que les autres comprenaient, outre les *Eschscholtzia*, un grand nombre de fleurs nectarifères et odoriférantes, et qu'après les expériences de Plateau on ne peut contester l'efficacité du parfum. De plus, comme nous l'avons signalé, plusieurs des fleurs, dans les premières expériences, restaient assez voyantes malgré la décorollation.

XIX. — *Deuxième expérience du 17 septembre 1904.* De 11 h. à 12h30m. Soleil constant, très chaud.

Deux bouquets semblables de fleurs naturelles (*Helenium, Coreopsis, Helianthus, Viola tricolor, Impatiens*) sont soumis à l'observation. Les fleurs sont laissées intactes de part et d'autre, mais l'un des bouquets est dissimulé sous du feuillage (feuillage des plantes mises en expérience), tandis que l'autre est exposé librement à la vue des Insectes.

Fleurs naturelles bien visibles.	Fleurs naturelles cachées sous feuillage.
—	—
32 Abeilles.	7 Abeilles.

Remarque. — Des sept Abeilles qui viennent au bouquet de fleurs cachées, trois seulement trouvent les fleurs et les visitent activement.

Donc, dans cette expérience réalisée dans des conditions très favorables à tous les points de vue,

(Forme + couleur + parfum) : parfum = 32 : 7.

E. Andreae a fait une expérience analogue à celle-ci, mais il a dissimulé ses fleurs sous du papier brun; or on pourrait lui objecter que l'odeur de ce papier est peut-être désagréable aux Insectes.

XX. — *Expérience du 18 septembre 1904.* De 10h20m à 11h20m. Très belle journée bien ensoleillée. Ciel absolument pur. Assez bien de vent.

Cette expérience doit servir de complément à la précédente. Je dispose à 5 mètres de distance deux bouquets semblables, composés tous deux de *Helianthus, Aster,* *Dahlia, Eschscholtzia.* Dans l'un, les fleurs sont artificielles (avec feuillage naturel) et bien visibles, dans l'autre, elles sont naturelles mais complètement dissimulées sous du feuillage.

Fleurs artificielles bien visibles.	Fleurs naturelles cachées sous feuillage.
—	—
19 Abeilles.	4 Abeilles dont 3 visitent des fleurs.

Donc pour cette expérience :

(Forme + couleur) : parfum = 19 : 4.

Conclusions des expériences XIX et XX. — Il découle clairement de ces deux expériences que le parfum seul n'agit pas autant que lorsqu'il s'ajoute à une coloration vive, et que son action est même moins efficace dans l'attraction que celle de la seule coloration vive.

XXI. — *Deuxième expérience du 18 septembre 1904.* De 11^h30^m à 12^h10^m. Je dispose sur une ligne perpendiculaire au vol des Abeilles venant de la ruche, à 2 mètres les uns des autres (de façon que la personne qui m'assiste et moi nous puissions, sans trop de peine, observer simultanément deux récipients) : 1° un bouquet de fleurs naturelles intactes et bien visibles, comprenant des fleurs de ***Helianthus, Dahlia, Aster, Helenium,*** avec leur feuillage; 2° un bouquet de même composition, mais dissimulé sous du feuillage des plantes dont il est formé; 3° un cristallisoir avec du miel, placé sur des briques de façon qu'il se trouve à la même hauteur que les fleurs des bouquets; 4° un bouquet de fleurs artificielles de même composition que les bouquets précédents, avec cette différence qu'ici les ***Helenium*** sont remplacés par des *Eschscholtzia.* (Je ne disposais pas d'***Helenium*** artificiels et je n'avais plus pour le moment d'*Eschscholtzia* naturels convenables pour mes expériences, les uns étant trop épanouis, les autres encore en boutons. J'ai d'ailleurs remarqué que ces fleurs ont sensiblement le même pouvoir attractif.) J'ai soin de placer aux deux extrémités les bouquets à fleurs visibles, afin qu'ils soient le plus éloignés possible l'un de l'autre.

Fleurs naturelles intactes et bien visibles.	Fleurs naturelles cachées sous feuillage.	Miel.	Fleurs artificielles bien visibles.
—	—	—	—
25 Abeilles.	7 Abeilles.	1 Abeille.	20 Abeilles.

Remarque. — L'Abeille qui a trouvé le miel venait des fleurs naturelles visibles et se dirigeait vers les fleursartificielles; en passant, elle a presque frôlé le cristallisoir et allait le dépasser, mais elle est revenue un peu en arrière pour s'y fixer et sucer le miel.

Les résultats de cette expérience peuvent se transcrire :

(Forme + couleur + parfum) : parfum de fleurs : parfum de miel :
(forme + couleur) = 25 : 7 : 1 : 20.

XXII. — *Troisième expérience du 18 septembre 1904.* De $12^{h}10^{m}$ à $12^{h}45^{m}$. Je renouvelle à ce moment un simple essai que j'avais tenté avec succès précédemment (XIII), à la fin d'une série d'observations où le miel avait été employé. Mais cette fois il m'est possible de prolonger l'expérience : le dispositif reste le même que dans l'expérience précédente, sauf que je pique dans le miel deux Dahlias artificiels fixés dans un peu de feuillage naturel : il s'agit de voir si désormais le cristallisoir à miel n'aura pas plus de succès.

Fleurs naturelles, intactes et visibles.	Fleurs naturelles cachées sous feuillage.	Miel + 2 Dahlias artif. avec feuill. nat.	Fleurs artificielles bien visibles.
15 Abeilles.	3 Abeilles.	8 Abeilles.	11 Abeilles.

Remarque. — Toutes les Abeilles qui se posent sur les Dahlias piqués dans le miel y restent plus longtemps qu'elles ne le font généralement sur des fleurs artificielles. Deux d'entre elles arrivent au miel, qu'elles pompent avec avidité et d'où j'ai de la peine à les chasser.

Les résultats de cette expérience concordent absolument avec ceux de l'expérience précédente; les rapports sont les mêmes, à peu de chose près. Nous avons ici :

(Forme + couleur + parfum) : parfum de fleurs :
(forme + couleur) = 15 : 3 : 11.

Et il apparaît nettement qu'il a suffi d'ajouter un élément de visibilité au miel pour augmenter considérablement ses propriétés attractives sur les Abeilles.

XXIII. — *Expérience du 19 septembre 1904.* Matinée bien ensoleillée. Ciel pur. Assez bien de vent.

De 10h20m à 11 h. Deux cristallisoirs avec du miel sont exposés aux visites des Insectes. Ils sont distants de 6 mètres. Dans l'un j'ai placé huit *Eschscholtzia* intacts, naturels. Ces fleurs ne produisent pas de miel, les Abeilles n'y viennent chercher que du pollen; nous avons vu précédemment combien le seul parfum de ces fleurs était peu actif dans l'attraction (XVIII). J'ai enduit légèrement de miel tout le bord des deux cristallisoirs. M'étant étonnée moi-même du peu de succès du miel dans mes expériences, je m'en suis procuré d'une autre espèce (plus clair).

Miel + fleurs naturelles intactes, à pollen (Eschscholtzia).	Miel.
—	—
14 Abeilles.	0 Abeille.

Remarque. — Les quatorze Abeilles volent directement sur les fleurs, et presque toutes au centre de celles-ci, sur les étamines, qu'elles fouillent; trois d'entre elles vont au miel.

Conclusion. — Cette expérience s'ajoute à la précédente pour montrer le peu d'efficacité du miel seul et pour témoigner qu'il suffit d'y ajouter des fleurs voyantes (même non nectarifères) pour déterminer des visites d'Abeilles.

XXIV. — *Deuxième expérience du 19 septembre 1904.* De 11h10m à 12 h. Soleil chaud et constant; peu de vent.

Observation simultanée de deux gros bouquets composés : l'un, de fleurs très odorantes mais peu éclatantes, l'autre, de fleurs inodores, du moins pour nous. Si vraiment le facteur parfum est plus actif dans l'attraction que le facteur couleur, le premier bouquet, composé exclusivement de Résédas bien épanouis, devrait sans doute attirer davantage les Abeilles que le second bouquet, comprenant des *Helianthus, Dahlia, Aster, Coreopsis, Helenium.* Les deux bouquets, placés dans des récipients semblables, ont sensiblement la même grosseur et sont placés, comme toujours, l'un à droite, l'autre à gauche du champ expérimental, à distance égale des ruches et à 6 mètres l'un de l'autre.

Fleurs peu odorantes mais très éclatantes.	Fleurs odoriférantes mais peu éclatantes (Résédas).
—	—
35 Abeilles.	6 Abeilles (visites prolongées).

XXV. — *Troisième expérience du 19 septembre 1904.* De 12 h. à 12^h30^m. Expérience analogue à la précédente avec cette différence que le bouquet de fleurs naturelles bien voyantes est remplacé par un bouquet de fleurs artificielles, bien éclatantes aussi, composé de : *Helianthus, Aster, Dahlia, Eschscholtzia.*

Fleurs artificielles.	Fleurs odoriférantes, peu éclatantes (Résédas).
—	—
25 Abeilles.	6 Abeilles.

M. Commelin, assistant à l'Institut botanique, qui m'aide pour ces observations simultanées, est frappé également du nombre considérable de visites que reçoivent mes fleurs artificielles; il remarque aussi la conduite particulière et très significative des Abeilles, qui, pour la plupart, fouillent curieusement et longuement les fleurs artificielles, passant de l'une à l'autre, s'éloignant pour y revenir encore avant de disparaître définitivement.

Conclusion des expériences XXIV-XXV. — Dans la première :

(Forme + couleur + faible parfum) : (forme + parfum intense) = 35 : 6.

Dans la seconde :

(Forme + couleur) : (forme + parfum intense) = 25 : 6.

Les fleurs vivement colorées, mais inodores ou à odeur faible, attirent manifestement beaucoup plus que les fleurs ternes odoriférantes.

XXVI. — *Expérience du 20 septembre 1904.* De 11^h50^m à 12^h30^m. Ciel pur. Du soleil, mais beaucoup de vent assez froid. Les Abeilles ne sortent qu'en très petit nombre et ne s'éloignent guère de leur ruche.

Je place sur une même ligne perpendiculaire au vol des Abeilles, quatre récipients : l'un renferme du miel clair; le second du miel dans lequel j'ai piqué un bouquet de feuillage d'*Eschscholtzia;* le troisième, du miel avec des fleurs artificielles (*Eschscholtzia, Dahlia, Helianthus, Aster*); le quatrième, du miel avec des fleurs naturelles intactes (*Helenium, Aster, Dahlia, Helianthus*). Je les dispose de façon que les deux récipients à fleurs se trouvent aux deux extrémités, le plus éloignés possible l'un de l'autre.

Miel + fleurs naturelles.	Miel + feuillage.	Miel.	Miel + fleurs artificielles.
—	—	—	—
6 Abeilles.	0	0	4 Abeilles.

XXVII. — *Expérience du 26 septembre 1904.* De 11h40m à 12h30m. Belle journée ensoleillée. Ciel un peu nuageux. Vent faible.

Reprise de l'expérience précédente.

Miel + fleurs naturelles.	Miel + feuillage.	Miel.	Miel + fleurs artificielles.
—	—	—	—
14 Abeilles.	0	0	15 Abeilles.

Totaux pour ces deux séries :

20 Abeilles.	0	0	19 Abeilles.

Des expériences XXVI et XXVII, il ressort une fois de plus que le miel seul n'attire pas les Abeilles, même lorsqu'il est signalé à l'attention par du feuillage vert et qu'il suffit d'y placer des fleurs à pollen, non nectarifères mais vivement colorées, ou même des fleurs artificielles éclatantes, pour attirer un grand nombre d'Abeilles.

Observation XXVIII. — J'ai remarqué maintes fois, au cours des expériences exécutées en 1904 dans le champ expérimental du Jardin botanique, un fait qui me paraît assez significatif au point de vue qui nous occupe : à plusieurs mètres de moi se trouvait par hasard à terre un cristallisoir en verre de 0m40 environ de diamètre, lequel était rempli d'eau et de diverses Chlorophycées (particulièrement *Enteromorpha intestinalis*) flottant serrées à la surface. J'avais remarqué que cette surface était très éblouissante au soleil. Or, un jour, mon attention fut attirée par la conduite très particulière d'une Abeille passant à proximité. Elle venait de la ruche, volant à une assez grande hauteur au-dessus du cristallisoir, d'un vol direct et rapide; elle allait le dépasser quand, brusquement, elle changea de direction, faisant un crochet dans son vol pour venir au cristallisoir, qu'elle ne toucha d'ailleurs pas, car, arrivée à quelques centimètres de la surface réfléchissante, elle reprit son vol dans la direction première. J'eus l'occasion de refaire plusieurs fois cette observation.

Il me paraît évident que *les Abeilles étaient attirées de loin par l'éclat de la surface réfléchissante et qu'à faible distance seulement elles se rendaient compte* (par l'odorat ou par la vision) *que ces Algues ne méritaient pas de les arrêter.*

§ 4. — **Conclusions.**

Je crois pouvoir déduire des expériences exposées dans la présente note les conclusions suivantes :

1° Les fleurs munies d'organes vivement colorés ont sur les Abeilles un plus grand pouvoir attractif que des fleurs de même espèce qui en sont dépourvues;

2° Le miel n'attire guère les Abeilles ;

5° Dans les conditions où j'ai expérimenté, les fleurs artificielles ont parfaitement attiré les Abeilles, au même degré que des fleurs naturelles semblables, intactes, mais mises sous cloche;

4° Le parfum pris isolément n'attire qu'assez faiblement les Abeilles, tandis que la coloration vive et la forme prises ensemble, mais isolées des émanations odorantes, exercent une attraction très manifeste sur les Abeilles ;

5° De la juxtaposition de ces trois facteurs principaux : forme, couleur et parfum, s'associant à la mémoire gastronomique, résulte l'attraction la plus vive.

Après l'achèvement de mes expériences, je me suis demandé s'il n'était pas possible d'en déduire des rapports approximatifs pour la valeur des diverses attractions florales.

Le premier point à vérifier est le degré de constance que de tels rapports présentent. Malgré tout le soin que l'on apporte à ne varier que d'une manière bien définie les conditions expérimentales, on est inévitablement soumis à tant d'actions perturbatrices qu'une constance parfaite est impossible, et j'ai été, je l'avoue, étonnée de constater dans la répartition des visites une fixité beaucoup plus grande qu'on ne pouvait l'espérer.

C'est ce qui résulte des chiffres suivants.

Dans le tableau ci-après, (pp. 120-121), on a résumé toutes les expériences susceptibles de fournir des données numériques comparables. La quatrième colonne indique les nombres de visites observées; la cinquième les traduit en °/₀, 100 représentant toujours le nombre de visites reçues par des fleurs munies de tous leurs moyens d'attraction : forme et couleur, odeur, pollen et nectar (ce dernier remplacé par du miel dans l'expérience XXIII).

Dans cette cinquième colonne, les attractions exercées par la *forme*, la *couleur*, l'*odeur*, la présence de *pollen* et de *nectar* sont représentées respectivement par f, c, o, p, n.

Les expériences XX et XXV ne portaient pas, il est vrai, sur des fleurs à attractions complètes, mais on y mettait en concurrence des fleurs présentant $f + c$ et d'autres présentant $o + p + n$. C'est donc ici le total des visites reçues par les unes et les autres qu'il nous faut figurer par 100. Il est remarquable que les rapports obtenus par cette méthode indirecte concordent parfaitement avec ceux que l'observation directe a fournis.

La décorollation, dans les expériences I à X, n'empêchait pas les fleurs d'être encore assez voyantes, ainsi que nous l'avons expliqué : le terme $f + c$ n'y était donc pas éliminé, mais seulement réduit dans une certaine mesure, et nous l'avons représenté par $\frac{f+c}{x}$.

Dans l'expérience XXII, deux Dahlias seulement, piqués dans du miel, étaient en concurrence avec un bouquet assez gros de fleurs naturelles : le terme $f + c$ n'était donc pas égal dans les deux cas, et il y avait lieu de marquer la différence en n'attribuant qu'une valeur $\frac{f+c}{y}$ à l'attraction exercée par le cristallisoir à miel orné de deux Dahlias.

TABLEAU NUMÉRIQU

Numéro.	Date.	Objets.
I à IV	Juin 1903	Fleurs corollées Fleurs décorollées
V à X	Août 1904	Fleurs corollées Fleurs décorollées
XI et XII	6 et 10 sept. 1904	Fleurs naturelles intactes Miel
XIV et XV	11 et 12 sept. 1904	Fleurs naturelles intactes Fleurs artificielles
XIX	17 sept. 1904	Fleurs naturelles, intactes, visibles Fleurs naturelles, intactes, cachées
XX	18 —	Fleurs artificielles visibles Fleurs naturelles cachées
XXI	18 —	Fleurs naturelles, intactes, visibles Fleurs naturelles, intactes, cachées Miel Fleurs artificielles
XXII	18 —	Fleurs naturelles, intactes, visibles Fleurs naturelles, intactes, cachées Miel + 2 Dahlias artificiels Fleurs artificielles
XXIII	19 —	Fleurs à pollen et miel Miel
XXIV	19 —	Fleurs éclatantes peu odorantes Fleurs ternes odorantes
XXV	19 —	Fleurs éclatantes artificielles Fleurs ternes odorantes
XXVI et XXVII	20 et 26 sept. 1904	Miel + fleurs naturelles intactes Miel + feuillage Miel Miel + fleurs artificielles

S EXPÉRIENCES

RÉSULTATS. Nombre des visites.		RAPPORT °/₀.
72 28	(1)	$(f+c+o+p+n):\left(o+p+n+\frac{f+c}{x}\right)=100:39$
66 18		$(f+c+o+p+n):\left(o+p+n+\frac{f+c}{x}\right)=100:27$
62 0		$(f+c+o+p+n):$ miel $=100:\ 0$
22 19		$(f+c+o+p+n):(f+c)=100:86$
32 7		$(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:21{,}9$
19 4	23	$(f+c+o+p+n):(f+c)=100:82{,}6$ $(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:17{,}4$
25 7 1 20		$(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:28$ $(f+c+o+p+n):$ miel $=100:\ 4$ $(f+c+o+p+n):(f+c)=100:80$
15 3 8 11		$(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:20$ $(f+c+o+p+n):\left(\text{miel}+\frac{f+c}{y}\right)=100:53$ $(f+c+o+p+n):(f+c)=100:73$
14 0		$(f+c+o+p+n):$ miel $=100:\ 0$
35 6		$(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:17$
25 6	31	$(f+c+o+p+n):(f+c)=100:80{,}6$ $(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:19{,}4$
20 0 0 19		$(f+c+o+p+n):$ miel $=100:\ 0$ $(f+c+o+p+n):$ miel $=100:\ 0$ $(f+c+o+p+n):(f+c+\text{miel})=100:95$

---

(1) Je donne, page 97, la raison à laquelle j'attribue ce rapport plus élevé.

Reprenant de cette série de rapports tous ceux qui présentent comme second terme les facteurs s'adressant à l'odorat et au goût $(o + p + n)$, puis tous ceux dont le second terme représente les facteurs s'adressant à la vision $(f + c)$, nous avons :

$$(f+c+o+p+n):(o+p+n)=\left\{\begin{array}{lll} 1^{o} & (\mathrm{XIX}) & 100:21{,}9\\ 2^{o} & (\mathrm{XX}) & 100:17{,}4\\ 3^{o} & (\mathrm{XXI}) & 100:28\\ 4^{o} & (\mathrm{XXII}) & 100:20\\ 5^{o} & (\mathrm{XXIV}) & 100:17\\ 6^{o} & (\mathrm{XXV}) & 100:19{,}4 \end{array}\right\}\begin{array}{c}\text{La moyenne}\\ \text{donne}\\ 100:20{,}6.\end{array}$$

$$(f+c+o+p+n):(f+c)=\left\{\begin{array}{lll} 1^{o} & (\mathrm{XIV\ et\ XV}) & 100:86\\ 2^{o} & (\mathrm{XX}) & 100:82{,}6\\ 3^{o} & (\mathrm{XXI}) & 100:80\\ 4^{o} & (\mathrm{XXII}) & 100:73\\ 5^{o} & (\mathrm{XXV}) & 100:80{,}6 \end{array}\right\}\begin{array}{c}\text{La moyenne}\\ \text{donne}\\ 100:80{,}4.\end{array}$$

La seule inspection de ces chiffres montre, d'une façon éloquente, la constance presque parfaite de l'efficacité relative de chacun des groupes de facteurs comme moyen d'attraction sur les Abeilles, pendant toute la durée des observations et de quelque manière que ces dernières aient été variées.

Il est intéressant de rechercher à quelles proportions conduisent les observations des quelques auteurs qui ont donné des chiffres se référant à l'Abeille.

Chez Andreae, la plupart des expériences comportent une comparaison de l'efficacité du facteur couleur avec celle du facteur parfum, mais ce dernier, représenté souvent par du miel, n'a d'ordinaire exercé aucune attraction sur les Abeilles. Dans les quelques cas où un chiffre significatif de visites est obtenu, le premier terme du rapport ne comprend pas l'ensemble des attractions, et l'établissement d'une proportion analogue aux précédentes n'est donc pas possible.

Une seule expérience (p. 452) se prête à un calcul de ce genre :

Date.	Objets.	Nombre de visites d'Abeilles.	Rapport °/₀.
4 juin 1902.	*Papaver orientale* naturels, visibles.	35	$(f+c+o+p+n):\frac{f+c}{x}=100:71,4$.
	Une grande fleur artificielle de même teinte. . . .	25	
	Papaver orientale naturels, cachés	0	

Chez Giltay, plusieurs expériences peuvent être transcrites de la manière que nous avons adoptée :

Page.	Objets.	Nombre de visites d'Abeilles.	Rapport °/₀.
380	Fleurs corollées . . .	24	$(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:25$.
	— décorollées . .	6	
397	Fleurs corollées . . .	20	$(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:20$.
	— décorollées . .	4	
399	Fleurs corollées . . .	33	$(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:24,2$.
	— décorollées . .	8	
402	Fleurs corollées . . .	11	$(f+c+o+p+n):(o+p+n)=100:27$.
	— décorollées . .	3 (dont 2 viennent des fleurs corollées).	

On voit que ces résultats concordent assez bien avec les miens : les légères différences proviennent de ce que les conditions ne sont pas tout à fait comparables.

Une conclusion précise se dégage donc de l'ensemble de ces résultats.

Les termes « plus attractifs » et « moins attractifs » n'avaient qu'une signification assez vague ; il est avantageux d'y substituer des données plus rigoureuses. C'est ce que nous faisons en concluant :

6° Pour l'Abeille, l'attraction exercée par la forme et le coloris des fleurs est — très approximativement — quatre fois plus forte que celle qu'exercent leur pollen, leur parfum et leur nectar réunis, de telle sorte que si on figure par 100 l'attraction totale exercée sur elle par les fleurs les plus attractives, l'action de la forme et du coloris sera représentée par 80 environ, et celle des autres facteurs (présence de pollen, de nectar et de parfum) par 20 environ.

Novembre 1904.

CONFLITS DE PRÉSÉANCE

ET

EXCITATIONS INHIBITOIRES

CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

L. ERRERA [1].

La vie est une succession d'actes accomplis en corrélation avec des modificateurs externes ou internes — ou, pour employer le langage de la physiologie, la vie consiste en d'incessantes *réactions*, provoquées par des *excitants*. Parmi ceux-ci, il en est qui ne font pas surgir un phénomène nouveau, mais se bornent — à la manière des *catalyseurs* dont la physico-chimie a repris si ardemment l'étude — à accélérer ou à ralentir d'une façon remarquable un phénomène déjà en marche.

La physiologie animale s'occupe depuis longtemps de ces ralentissements, qui peuvent aller jusqu'à l'arrêt plus ou moins complet : c'est ce que l'on nomme des *actions inhibitoires* (« inhibitorische Wirkungen », « Hemmungserscheinungen »). Les plantes présentent un grand nombre de faits analogues : rappelons seulement l'arrêt de croissance du filament fructifère de *Phycomyces* durant la formation du sporange, l'arrêt de croissance des mycéliums de ce Champignon aux points où deux d'entre eux se rencontrent, le ralentissement considérable de la croissance et la suspension temporaire du géotropisme et du phototropisme de certains organes à la suite de blessures (choc traumatique), l'action retardatrice si notable de la lumière sur l'allongement, etc. Il existe aussi dans le règne végétal des phénomènes d'irritabilité plus complexes, qui méritent d'être envisagés d'un tel point de vue, et il ne sera pas hors de propos d'attirer l'attention sur quelques-uns de ces cas.

---

[1] Les expériences et les considérations indiquées ici ont été communiquées, au mois d'août 1904, à la *British Association* à Cambridge et au *Sixième Congrès international des Physiologistes*, à Bruxelles; elles avaient déjà fait l'objet d'une note préliminaire aux *Conférences de Laboratoire de l'Institut botanique*, séance du 29 mai 1901 (*Rev. Univ. Bruxelles*, 1902; p. 55 du tiré à part). — (Ce travail a paru également dans le *Bull. de la Soc. roy. de bot. de Belgique*, t. XLII, 1905.)

I.

Tandis que la racine principale de la plupart des végétaux supérieurs pénètre verticalement dans le sol et que leur tige principale s'élève verticalement dans l'air sous l'influence de l'excitation particulière exercée par la gravitation terrestre, les racines latérales, les bourgeons latéraux affectent, d'ordinaire, des directions différentes. Il n'en ressort évidemment pas que ces organes ne puissent avoir, eux aussi, une tendance à suivre la verticale : il suffirait que d'autres facteurs entrassent chez eux en conflit avec leur géotropisme positif ou négatif, et, dès lors, la direction qu'ils prennent serait la résultante de ce conflit.

L'antithèse entre l'axe (« flèche ») et les branches latérales est fortement marquée chez l'Epicéa type (*Picea excelsa*), le Sapin (*Abies pectinata*) et d'autres Conifères [1]. Pourtant, cette antithèse est moins absolue qu'elle ne semble d'abord, puisque l'extrémité de la flèche, une fois supprimée, peut être remplacée chez ces plantes par une ou quelques branches latérales, comme on l'a constaté depuis longtemps et comme le montre notre photographie 1.

---

[1] Sur les angles que font les rameaux avec les axes et sur les rapports de longueur entre ces organes, voir entre autres : A.-H. Burtt, *Ueber den Habitus der Coniferen*, Inaug.-Diss., Tübingen, 1899.

En voici un autre exemple dont il a été possible de suivre toutes les phases :

Lors d'une fête au Bois de la Cambre, près Bruxelles, le 30 juillet 1894, deux Epicéas (*A* et *B*) ont eu leur sommet brisé. Les photographies 2 et 3 représentent l'arbre *A* aussitôt après l'accident et l'arbre *B* quelques semaines plus tard : il ne s'y était pas encore manifesté de changement sensible.

Le spécimen *A* porte, un peu plus bas que la fracture, un verticille de quatre branches, puis, entre ce verticille et la cassure même, quelques branches plus petites, à des niveaux différents. L'Epicéa *B* porte, sous la cassure, un verticille de six branches, formant avec le tronc des angles sensiblement égaux, mais de longueurs légèrement inégales : la plus longue est celle qui est marquée n° 1 dans notre croquis (fig. 4).

A partir de juin de l'année suivante, des modifications commencent à apparaître.

Dans l'arbre *A*, la branche 5 se relève un peu, les branches 6 et 7 se relèvent fortement (fig. 5 et photogr. 6). Dans l'arbre *B*, la branche 1, qui était, dès le début, la plus forte, s'est relevée le plus; ses deux voisines — 2 et 6 — ne se sont guère relevées; 3, 4, 5 se sont relevées un peu (photogr. 7).

En 1896, la branche 6 de l'arbre *A* se met à l'emporter décidément sur sa rivale 7 et prend le rôle de sommet (fig. 8, 9 et photogr. 10); tandis que dans l'arbre *B*, la victoire reste à la branche 1 (fig. 11 et photogr. 12).

D'après ces exemples et d'autres analogues, on voit que si rien ne vient troubler la marche du phénomène, *c'est l'une des branches les plus proches du sommet qui se substitue à lui en cas de fracture; et, de plusieurs branches équidistantes ou à peu près, c'est la plus vigoureuse qui l'emporte.*

II.

A la suite de ces observations, j'ai fait une série d'expériences sur des Epicéas, soit en coupant ou ployant intentionnellement leur sommet, soit en pratiquant, à quelque distance en dessous de celui-ci, une « annélation » qui consistait à enlever du tronc, par deux incisions circulaires, un anneau de tissus, haut de 2 centimètres environ et comprenant l'écorce, le liber, le cambium, de manière à ne respecter la continuité que du bois et de la moelle.

Les expériences ont conduit aux résultats suivants :

Chez les Epicéas types, il faut et il suffit que le sommet proprement dit de l'arbre soit enlevé ou meure ou présente un dépérissement très notable[1]*, pour que le relèvement de l'une des branches situées plus bas se produise.* Tant que le sommet existe avec sa vigueur normale, un tel relèvement n'a pas lieu ; et *sa présence se fait encore sentir même si on a interrompu, sous lui, par une annélation complète, la continuité de l'écorce.* C'est ce qu'on voit, par exemple, dans l'arbre de la photographie 13, annelé le 19 avril 1896 et qui avait formé au-dessus de l'annélation un fort bourrelet, sans manifester, même après plus de cinq ans, aucun relèvement de ses branches. L'examen anatomique prouva, d'ailleurs, que l'annélation s'était bien maintenue et qu'il n'y avait pas de communication corticale régénérée.

L'idée qui se présente d'abord à l'esprit, c'est qu'il s'agirait essentiellement du courant de transpiration : aussi longtemps que ce courant demeurerait intact et serait accaparé par le sommet, les rameaux ne se relèveraient pas.

Sans doute, l'intégrité du courant de transpiration a son importance, mais cette explication trop simpliste est évidemment inadéquate : car les rameaux latéraux sont couverts de feuilles aussi bien que le sommet et reçoivent, malgré sa présence, toute l'eau qui leur est nécessaire. Rien n'autorise à supposer qu'ils soient insuffisamment alimentés, et ce ne peut être simplement en leur soutirant la « sève » que le sommet empêche leur relèvement. On est donc conduit à admettre qu'il exerce sur leur capacité de relèvement géotropique une action plus définie : une action « empêchante » ou inhibitoire.

---

[1] Chez *Circaea*, l'obscurcissement du sommet suffit déjà à provoquer le relèvement des branches latérales (Goebel, *Organographie der Pflanzen*, 1900, p. 647, note 2). Chez *Tradescantia fluminensis*, au contraire, un tel obscurcissement n'a pas d'action sensible sur le géotropisme des nœuds sous-jacents (H. Miehe, *Ueb. correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen*, Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVII, 1902, p. 38.)

On ne peut guère supposer qu'une telle action chemine par une autre voie que par des cellules vivantes. Dans le cas d'annélation, l'influence du sommet doit s'être transmise probablement grâce aux cellules vivantes de la moelle et des rayons médullaires. Le bois d'Epicéa a, du reste, de nombreux rayons médullaires, présentant chacun un grand nombre de cellules en hauteur.

III.

Chez plusieurs espèces de Sapins (*Abies*), Mélèzes (*Larix*), Pins (*Pinus*) et chez diverses autres plantes, les choses paraissent se se passer comme chez l'Epicéa. Il n'en est pas de même pour les *Araucaria*, au sujet desquels Hugo Mohl et G. Kunze[1] fournissent déjà quelques données et sur lesquels Vöchting a publié tout récemment un intéressant mémoire[2].

Des expériences faites en 1901 sur *Araucaria excelsa*, avec la collaboration de mon collègue M. le professeur Massart, alors mon assistant, ont d'abord confirmé ce fait connu, que l'amputation du sommet n'est point suivie ici du relèvement de branches existantes, mais qu'il se développe, sous le sommet enlevé, des bourgeons qui se substituent à lui. Malgré cette différence, le résultat se rattache à celui qui vient d'être rapporté, en ce que l'extrémité de la flèche empêchait encore une fois, en dessous d'elle, tout développement de bourgeons orthotropes.

Seulement, au rebours de l'Epicéa, l'*annélation suffit*, *chez l'Arau-*

---

[1] H. Mohl, *Vermischte Schriften*, 1846, p. 22; G. Kunze, *Einige Fälle von Umwandlungen der Nebenaxen in Hauptaxe bei den Abietineen*. (Flora, 1851, n° 10, p. 145.)

[2] H. Vöchting, *Ueber die Regeneration der Araucaria excelsa*. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., XL, 1904, p. 144.)

caria, à éliminer l'influence du sommet : l'excitation inhibitoire semble conduite ici exclusivement par l'écorce[1]. On notera que le bois d'*Araucaria excelsa* a des rayons médullaires moins nombreux que celui de *Picea*, et ne mesurant que deux cellules de hauteur.

Il est bien vrai qu'après l'annélation le sommet de l'*Araucaria*, tout en continuant à pousser, semble affaibli et se porte assez mal. Mais chez d'autres plantes, le sommet continue à se développer aussi bien qu'avant l'annélation, et celle-ci n'en suffit pas moins à éliminer l'inhibition qu'il exerce.

Les expériences sur *Araucaria* ont été reprises et étendues, depuis, par M. Massart : c'est à lui qu'il appartient d'en donner des figures et d'en exposer les détails. Ajoutons qu'il s'est rallié à notre interprétation des phénomènes, comme dus à des excitations inhibitoires[2].

Il convient aussi de mentionner une expérience plus ancienne, d'après laquelle un pincement subapical de la racine agit sur la direction des racines latérales comme le ferait la décapitation[3].

IV.

Parmi les faits dont nous venons de parler, deux points surtout méritent, semble-t-il, d'être retenus.

D'abord, la possibilité même du relèvement de grosses branches d'arbre, dures, lignifiées, et qui se remettent, en ce cas, à manifester de l'accroissement en longueur dans des régions où, normalement, il ne s'en produirait plus. On sait qu'une chose analogue s'observe dans tout chaume de Graminacée qui se redresse : les nœuds, arrivés au terme de leur croissance, recommencent à s'allonger par suite de l'excitation géotropique. Mais pour les troncs ligneux, un tel relèvement représente une bien autre dépense de travail. Un Hêtre de la Forêt de Soignes, près Bruxelles, en offre un bel exemple : son gros tronc a été graduellement déchaussé à la base par l'effet d'une source voisine et s'est courbé en conséquence pour conserver à peu près la direction verticale (photogr. 14). C'est, sans doute, la couche de cambium qui joue, dans ces courbures tardives, le rôle principal [1]. Il ne saurait, toutefois, en être de même partout, puisque l'on observe des relèvements semblables chez des Palmiers, dépourvus, au dire des anatomistes, d'assise cambiale (Dattier : photogr. 15, que je dois à l'obligeance du regretté M. Hovelacque) : ici, c'est donc le parenchyme qui doit être le siège d'un si puissant allongement.

---

[1] Ce résultat a déjà été communiqué par moi il y a quelques années (séance du 29 mai 1901, *Conférences de Labor. de l'Inst. bot. Bruxelles,* 1902; p. 55 du tiré à part).

[2] Voir *Confér. de Labor. de l'Inst. bot. Bruxelles,* 1902 (séance du 22 mai 1901), p. 50 du tiré à part; J. Massart, *Essai de classification des réflexes non nerveux,* (Ann. Pasteur, 25 août 1901, pp. 6 et 12 du tiré à part, ou Rec. Inst. bot. Bruxelles, t. V, pp. 303, 310) et Id., *Les excitations inhibitrices chez les végétaux,* Sixième Congr. intern. des Physiologistes, Bruxelles, août 1904.

[3] Ch. et F. Darwin, *Power of Movement in Plants,* 1880, p. 186.

L'autre remarque est relative aux rapports entre la « flèche » et les rameaux de la plante. Examinons de plus près comment on peut interpréter les corrélations remarquables qui se révèlent entre ces organes.

Il semble, à première vue, assez naturel, comme nous l'indiquions tantôt, de songer (avec Darwin [2] et d'autres) aux conditions modifiées de l'alimentation soit en eau, soit en sels minéraux, soit en matériaux organiques, que doit entraîner pour les branches la suppression du sommet. Le rôle prépondérant ne saurait, cependant, être attribué à de tels facteurs.

S'il s'agissait, essentiellement, de l'eau ou des substances salines, on ne comprendrait pas, en effet, qu'une annélation — incapable d'interrompre le courant ascendant de la sève — amène, chez certaines espèces, le même résultat qu'une décapitation.

Quant à la matière organique, les rameaux, avec leurs feuilles nombreuses, en produisent eux-mêmes la plus grande partie et l'ont ainsi, de première main, à leur disposition, de sorte qu'on ne voit absolument pas pourquoi ils dépendraient à cet égard du sommet.

---

[1] L. JOST, *Ueber einige Eigenthümlichkeiten des Cambiums der Bäume.* (BOT. ZEIT., 1901, I, p. 20.) — P. MEISCHKE, *Ueber die Arbeitsleistung der Pflanzen bei der geotrop. Krümmung.* (PRINGSH. JAHRB., XXXIII, 1899, p. 363.)

[2] CH. et F. DARWIN, *The Power of Movement in Plants,* 1880, p. 187.

D'ailleurs, il est clair *qu'il y a autre chose dans un changement de réaction géotropique qu'une nutrition meilleure ou un accroissement plus vigoureux.*

Faut-il recourir plutôt à la théorie ébauchée au XVIIIe siècle par Duhamel, développée plus tard par Sachs et d'autres, et d'après laquelle le végétal formerait des substances « géotropiques » de deux sortes, les unes, « catagéotropiques », cheminant par l'écorce vers la racine et y déterminant le géotropisme descendant, les autres, « anagéotropiques » [1], montant par l'écorce vers le sommet aérien et y déterminant le géotropisme ascendant? Le sommet accaparerait ces dernières substances; vient-on à le supprimer, elles pourraient se rendre vers les rameaux et provoquer leur relèvement.

Mais ici encore on doit se rappeler que, suivant cette théorie même, les organes formateurs des substances catagéotropiques et anagéotropiques seraient les feuilles. Dès lors, la théorie ne suffit point à expliquer pourquoi les feuilles des rameaux doivent attendre la disparition du sommet pour conserver par devers elles, à la disposition des rameaux voisins, leurs produits anagéotropiques : il faut bien supposer une intervention du sommet, les empêchant de retenir ou d'utiliser ces produits.

Reste une autre interprétation que nous avons esquissée en commençant et qui nous paraît mieux d'accord avec les faits connus : tout se passe, du moins, comme si elle était vraie.

Selon nous, *il y a lieu d'admettre que le sommet envoie vers les rameaux latéraux* (*anagéotropiques comme lui*), *des excitations inhibitoires*, de nature catalysatrice si l'on veut, *qui les empêchent soit*

---

[1] Ces mots appartiennent à la terminologie très commode et complète proposée par MASSART, *Essai de classification des réflexes non nerveux.* (ANN. PASTEUR, 25 août 1901, p. 33 du tiré à part, ou REC. INST. BOT. BRUXELLES, t. V, p. 337.)

de se développer (Araucaria), *soit de se redresser* (Picea). *Cette action cheminerait en descendant*, *tantôt exclusivement par l'écorce* (Araucaria), *tantôt par toutes les cellules vivantes du tronc* (Picea); elle peut même se transmettre de la flèche du sujet à un rameau latéral greffé [1].

Il serait superflu d'énumérer ici et de discuter de ce point de vue les opinions de tous les botanistes que ces questions ont occupés; mais il est intéressant de signaler qu'une interprétation analogue des faits semble s'être présentée, à un certain moment, à l'esprit de Sachs, tandis qu'il attribuait auparavant le relèvement — comme il le déclare lui-même — aux « sucs » nutritifs devenus disponibles par l'ablation du sommet et désormais dirigés vers les branches [2].

Goebel, dans ses nombreuses et intéressantes recherches sur la « métamorphose » et la régénération des organes, range les phénomènes dont nous parlons ici, sous la rubrique générale des « corrélations de croissance » [3]. Sans doute, il se sert aussi d'expressions qui indiquent une action inhibitoire[1]; mais il est manifeste qu'il a surtout en vue l'accaparement des matériaux plastiques par le sommet de la plante, plutôt qu'une excitation déterminée, envoyée par ce sommet vers les organes sous-jacents, comme nous l'admettons; et il en est de même de Miehe[2]. La distinction pourra sembler subtile, elle est cependant d'une certaine importance pour toute l'appréciation du problème.

---

[1] Voir plus loin, p. 137, et Strasburger, *Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen*. (Pringsh. Jahrb., XXXVI, 1901, pp. 587-588 : rameau de *Picea pungens*, greffé sur *P. excelsa*.)

[2] J. Sachs, *Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile*. (Arb. d. bot. Inst. Würzburg, II, 1879, pp. 280-281; ou *Gesamm. Abh.*, II, p. 1059) : « Diese an den Aesten sich vollziehende Veränderung in Folge der Wegnahme des Gipfels kann aber nicht, wie allgemein gesagt wird und auch ich früher glaubte, aus der Annahme erklärt werden, dass die Säfte, welche früher dem Gipfel zuströmten, den nächsten Aesten zu Gute kommen, wodurch diese kräftiger wachsen und stärker geotropisch werden. Sie könnten ja auch stärker wachsen und dabei plagiotrop bleiben wie früher. Kappt man den Gipfel eines plagiotropen Epheu- oder Kürbissprosses ab, so werden die nächsten Knospen keineswegs orthotrop, obgleich auch sie jetzt kräftiger wachsen. Worin der Einfluss besteht, den der orthotrope Gipfel auf die Richtung der nächsten Aeste ausübt, ist uns ganz unbekannt... »

[3] K. Goebel, *Beitr. z. Morphol. und Physiol. d. Blattes*. (Bot. Zeit., 1880, col. 809, 810, etc.) — *Weitere Studien über Regeneration*. (Flora, XCII, 1903, p. 146.) — *Regeneration bei Utricularia*. (Flora, XCIII, 1904, pp. 106, 126.)

Il est aisé de voir que notre façon d'envisager les phénomènes diffère aussi de l'hypothèse d'une perception de la forme générale et de la situation du corps et de ses diverses parties, ou *morphesthésie*, telle que l'entendent Noll et Strasburger[3].

V.

Si l'on accepte l'idée des actions inhibitoires, il semblera naturel que des rameaux latéraux exceptionnellement vigoureux soient capables d'échapper à cette sorte de despotisme du sommet et se relèvent verticalement malgré lui : c'est le cas des branches que les arboriculteurs appellent des « gourmands ». La formation des « balais de sorcières » serait fort bien explicable, dans la même théorie, en admettant que le parasite empêche l'inhibition de se transmettre aux bourgeons les plus proches de lui : de là leur relèvement anormal[4].

---

[1] « Hemmender Einfluss », « Verhinderung », « Entwickelungshemmung », par ex. *Op. cit.* (Bot. Zeit., 1880, col. 810.) — *Ueber Regeneration im Pflanzenreich.* (Biol. Centralbl., 1902, pp. 431, 482, 498 note; 420, 487.) — *Weitere Stud.* (Flora, XCII, 1903, pp. 132, 138.) — *Utricularia.* (Ibid., 1904, p. 115.)

[2] H. Miehe, *Ueber correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen.* (Pringsh. Jahrb., XXXVII, 1902, pp. 46, 49, 51, 60-61 du tiré à part.)

[3] F. Noll, *Ueber den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln.* (Landw. Jahrb., 1900, pp. 406-407.) — Id., *Beob. und Betrachtungen über embryonale Substanz.* (Biol. Centralbl., XXIII, 1903, p. 403. — Strasburger, *Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen.* (Pringsh. Jahrb., XXXVI, 1901, p. 587.)

[4] Ch. et Fr. Darwin, *Power of Movement in Plants*, 1880, p. 188, rapprochent aussi l'influence de l'*Accidium elatinum* de celle de l'étêtement chez le Sapin.

Ce que nous avons dit jusqu'ici des excitations inhibitoires émanant du sommet de la tige s'applique, dans une large mesure, aux relations entre la racine principale ou pivot et les racines latérales. Selon nous, elles seraient catagéotropiques comme le pivot, si elles n'avaient été, dès leur naissance, tenues par lui en échec. Les faits connus à cet égard se rattachent sans effort à la théorie inhibitoire.

Prenons, par exemple, les cinq cas distingués par Bruck dans un mémoire récent[1]. Il a surtout expérimenté sur des plantules de *Vicia faba*, dont il a décapité le pivot avant qu'aucune racine latérale apparût à l'extérieur; car la décapitation est sans effet sur la direction des racines déjà bien formées. Voici ces cas :

1° Décapitation du pivot tout près (à 1/2-1 mm.) du sommet. — Le sommet se régénère et reprend son rôle inhibitoire, de sorte que les racines latérales nouvelles formeront avec la verticale le même angle que sur des plantules intactes.

C'est bien ce que l'on observe.

2° Décapitation plus en arrière, mais encore dans la zone de croissance. Le sommet ne se régénère pas; dès lors, les racines latérales de nouvelle formation, échappant à l'action inhibitoire, se rapprochent plus de la verticale que sur des plantules intactes.

3° Lorsque, dans la décapitation faite comme au 2°, des racines nouvelles naissent à la surface de section même, elles suivent une direction exactement verticale, rien ne s'opposant à ce qu'elles manifestent leur catagéotropisme.

4° Décapitation au delà de la zone de croissance. — Ici, les racines latérales qui apparaissent après quelque temps étaient déjà ébauchées[2] avant l'ablation du sommet; elles en avaient subi l'influence et continuent à se développer dans la direction qu'elles auraient prise si le sommet avait été conservé.

5° Mais dans l'expérience 4°, il arrive (trois fois sur dix, d'après

---

[1] W. F. Bruck, *Untersuchungen über den Einfluss von Aussenbedingungen auf die Orientierung der Seitenwurzeln.* (Zeitschr. f. allg. Physiologie, Bd III, Heft IV, 1904, p. 18 du tiré à part.)

[2] Bruck, *Loc. cit.*, p. 23.

Bruck) que les racines nouvelles les plus proches de la section soient encore assez peu formées au moment du traumatisme pour n'avoir reçu du sommet qu'une excitation inhibitoire légère. Elles commencent alors à pousser obliquement vers le bas comme dans une plantule intacte; mais, au bout de quelque temps, elles *oublient* l'influence subie, leur partie encore susceptible de croître s'infléchit vers la verticale, elles se laissent aller, en quelque sorte, à leur catagéotropisme. Au contraire, les racines secondaires plus éloignées de la section et qui étaient, par conséquent, déjà plus avancées au moment de la décapitation, présentent, comme celles du 4°, l'obliquité normale.

Il en est de même pour les racines secondaires ébauchées pendant que le pivot est emprisonné dans un bandage de plâtre, suivant la méthode de Pfeffer [1] : opère-t-on ensuite la décapitation du pivot après enlèvement du plâtre, les racines se comportent tout à fait comme dans le quatrième et le cinquième cas [2].

On peut invoquer enfin une ingénieuse expérience de Bruck, pour les détails de laquelle je renvoie à son travail [3]. Si l'on empêche la croissance d'un pivot en enveloppant de plâtre sa zone d'allongement avant qu'il ait produit des racines secondaires, et qu'on le place alors horizontalement, des racines sortiront bientôt de ses parties plus âgées et non « engypsées ». Parmi elles, les racines du côté inférieur, croissant vers le bas, remplaceront, au point de vue physiologique, la racine principale et en acquerront plus ou moins les propriétés. Que l'on libère maintenant la racine principale, elle ne prendra plus la verticale, mais se comportera comme le ferait une racine secondaire. Il semble que ce soit elle qui subisse désormais l'action inhibitoire des racines secondaires, lesquelles ont profité de son emprisonnement pour usurper la verticale.

De même on doit s'attendre à ce qu'un organe latéral, *s'il est*

---

[1] Pfeffer, *Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen.* (Abh. d. math.-phys. Classe d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd XX, n° III, 1893, p. 238.)

[2] Bruck, *loc. cit.*, pp. 25-26.

[3] *Loc. cit.*, pp. 29-30.

capable de se substituer au sommet en cas de décapitation, prenne aussi des allures de sommet lorsqu'on le greffe à la place de celui-ci; et réciproquement. Une telle expérience a été réalisée par Vöchting avec une racine de Betterave, à laquelle il enleva le sommet et le remplaça par une racine latérale : celle-ci se comporta désormais comme une racine principale [1].

Dans les pépinières belges (à Wetteren, etc.), divers *Abies* et *Picea* sont multipliés par le greffage de leurs rameaux latéraux mis, en position verticale, à la place du sommet sur des pieds d'*Abies pectinata* ou de *Picea excelsa;* et, après quelques années, ces rameaux latéraux, verticaux mais plagiotropes, prennent les caractères de sommets à ramification radiaire.

En revanche, lorsqu'il s'agit d'organes qui ne peuvent pas non plus se substituer au sommet en cas de décapitation, on obtient, bien entendu, le résultat inverse [2]. Chez *Araucaria excelsa* et *Coffea arabica,* les sommets de flèches greffés sur des rameaux latéraux restent flèches et se redressent; les rameaux latéraux greffés à la place de la flèche restent plagiotropes, n'exercent pas d'action inhibitoire, et une nouvelle flèche se forme à l'aisselle des feuilles les plus élevées du sujet [3].

VI.

Les considérations que nous avons fait valoir dans cette étude peuvent être rattachées à des notions générales vers lesquelles la physiologie incline de plus en plus. Car une foule de faits conduisent à admettre, tant chez les plantes que chez les animaux, que des excitations partent sans cesse de chaque organe et vont retentir sur l'activité de tous les autres [1]. L'hypothèse la plus plausible paraît être d'attribuer ces excitations à des « sécrétions internes », émanées des différentes parties et qui iraient porter leur action dans l'organisme tout entier.

---

[1] H. VÖCHTING, *Ueber Transplantation am Pflanzenkörper,* Tübingen, 1892, p. 34 : « Die Seitenwurzel war hier also an den Ort der Hauptwurzel getreten ».

[2] C'est sans doute ainsi qu'il faut interpréter les résultats constatés par L. DANIEL, *La variation dans la greffe et l'hérédité des caractères acquis* (ANN. SC. NAT., BOT., 8e série, t. VIII, 1898, pp. 32-36) chez le Poirier.

[3] Expériences inédites de M. Massart.

En s'appuyant sur l'importante constatation faite par Czapek de la production, dans les tissus végétaux, d'une anti-oxydase spécifique comme conséquence de la perception géotropique [2], on pourrait se demander si l'influence du sommet sur les ramifications sous-jacentes ne consiste pas essentiellement à envoyer vers les rameaux ou à provoquer en eux la formation de quelque substance antagoniste — sorte d'anti-corps — de cette anti-oxydase.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons nous représenter le sommet de la tige (et, de même, celui de la racine) comme une façon de tyran qui interdit aux ramifications sous-jacentes de se redresser (ou, dans d'autres cas, de se développer), bien qu'elles aient, comme lui, la tendance à le faire : leur géotropisme (ou leur pouvoir d'accroissement) est tenu en respect par le sien. Supprime-t-on le sommet, vient-il à mourir ou à s'affaiblir notablement, alors les rameaux asservis relèvent la tête. Il pourra se faire que plusieurs d'entre eux deviennent également verticaux et prennent des allures de sommet : cela s'observe parfois (photogr. 16, 17, 18) [3]. Mais, d'ordinaire, un nouveau conflit de préséance s'allume désormais entre les rameaux : le plus proche du sommet ou le plus vigoureux de ceux qui n'en sont pas éloignés, affirme bientôt sa suprématie et maintient à son tour les rivaux à ses pieds.

---

[1] Voir aussi H. Miehe, *Ueber correlat. Beeinfl. d. Geotrop. einiger Gelenkpflanzen.* (Pringsh. Jahrb., XXXVII, 1902, pp. 37, 41.) — Pfeffer, *Pflanzenphysiologie,* 2e éd., II, 1901, pp. 200 et suiv.

[2] Voir diverses publications de Czapek et, en dernier lieu, son esquisse d'ensemble : *The Anti-ferment Reaction in Tropistic Movements of Plants* (Annals of Botany, janv. 1905, p. 75), qui donne aussi la bibliographie.

[3] On trouvera aussi des exemples figurés par G. Kunze, *Flora,* 1851, n° 10, ainsi que dans l'ouvrage en voie de publication : O. Kirchner, E. Loew, C. Schröter, *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas,* Bd I, Lief. 2, 1904, pp. 116-124 (*Picea excelsa*).

Dans bien des cas (*Araucaria*, racines secondaires, etc.), le remplacement du sommet est réalisé, comme nous l'avons vu, par un nouvel organe latéral et non par le changement de direction d'organes latéraux déjà formés. Cela signifie que ceux-ci ont reçu, une fois pour toutes, à leur naissance, l'empreinte indélébile de leur situation subalterne et qu'ils ne peuvent plus se soustraire à cette sorte d'esclavage.

PLANCHES

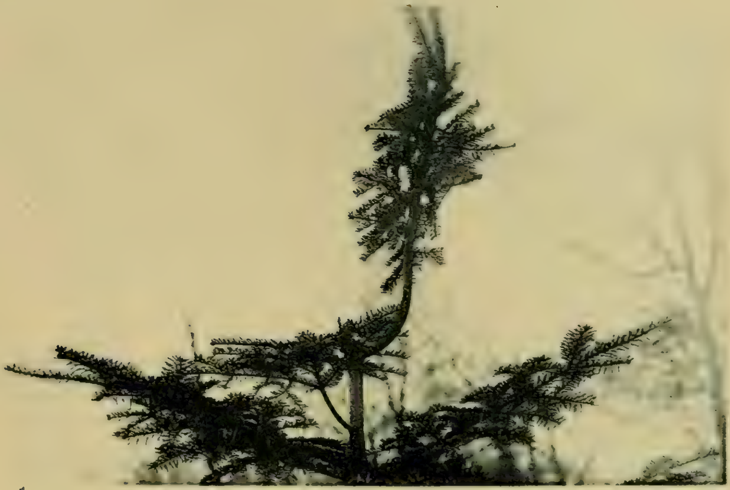
PLANCHE I

EXPLICATION DE LA PLANCHE I.

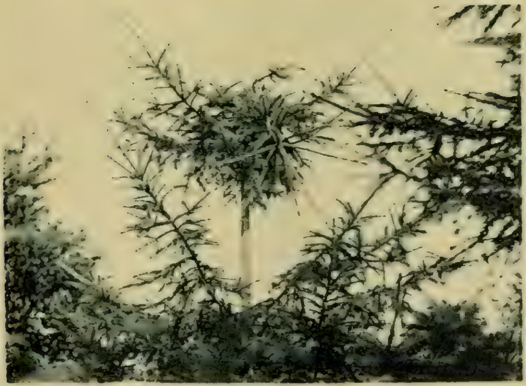
Photographie 1. — Un Sapin (*Abies pectinata*) à sommet brisé et partiellement remplacé par un rameau. (Duinvliet près Domburg, Hollande, le 9 avril 1896.)

Photographie 2. — L'Epicéa (*Picea excelsa*) *A*, dont le sommet (que l'on voit pendre vers la droite) avait été brisé le 30 juillet 1894, photographié peu de jours après (Bois de la Cambre, Bruxelles, le 5 août 1894).

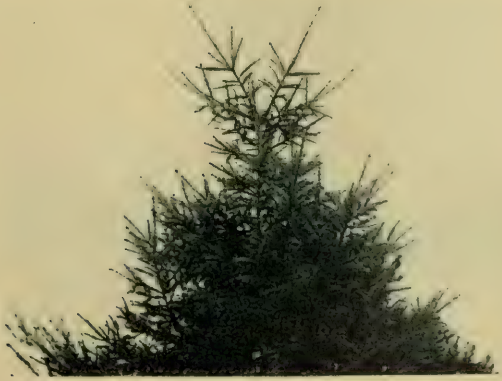
Photographie 3. — L'Epicéa *B*, dont le sommet avait été brisé et enlevé le 30 juillet 1894, photographié quelques semaines après (Bois de la Cambre, Bruxelles, le 19 septembre 1894).



1



2 A



3 B

PLANCHE II

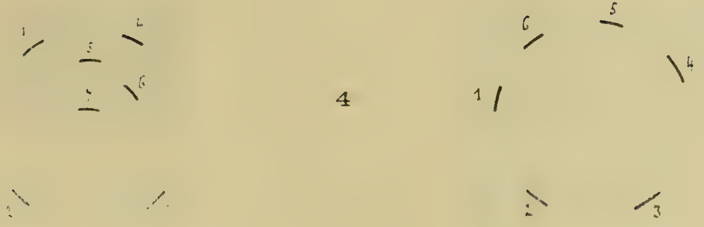
EXPLICATION DE LA PLANCHE II.

FIGURE 4. — Diagramme de la position des branches des Epicéas *A* et *B*, en septembre 1894.

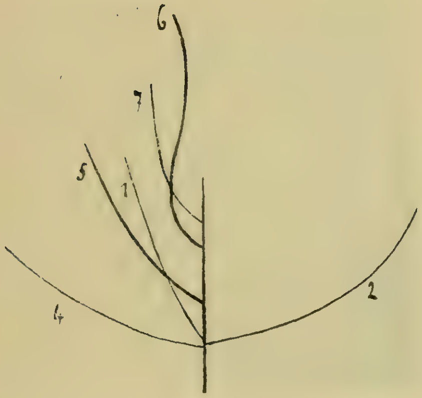
FIGURE 5. — Epicéa *A* : croquis indiquant la position des branches, le 4 août 1895.

PHOTOGRAPHIE 6. — Photographie du même arbre, à la même date, prise du même côté que la photographie 2. Le relèvement des branches 6 et 7 est manifeste.

PHOTOGRAPHIE 7. — Photographie de l'Epicéa *B*, à la même date du 4 août 1895, prise du même côté que la photographie 3. Le relèvement des branches est bien visible.



A. 4 B.



5 A.

A. 6

7 B.

PLANCHE III

EXPLICATION DE LA PLANCHE III.

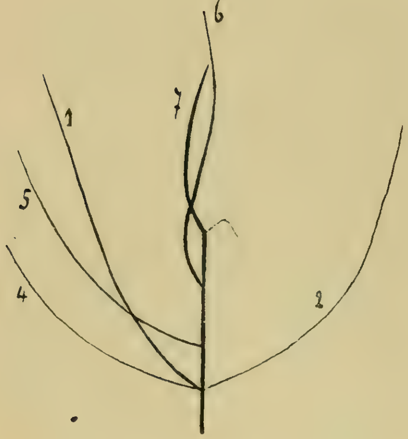
Figure 8. — Epicéa *A* : croquis indiquant la position des branches le 29 mars 1896. Le sommet brisé a été rejeté sur le côté; la prédominance de la branche 6 s'accentue.

Figure 9. — Epicéa *A* : croquis indiquant la position des branches le 11 août 1896. La prédominance de la branche 6 est complète; elle développe, sous son sommet, un verticille radiaire de rameaux.

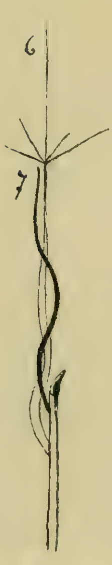
Photographie 10. — Le même arbre, à la même date, photographié du côté opposé à la photographie 2. La branche qui semble continuer l'axe et porte, sous son sommet, un verticille de rameaux est la branche nº 6.

Figure 11. — Epicéa *B* : croquis indiquant la position des branches, le 29 mars 1896.

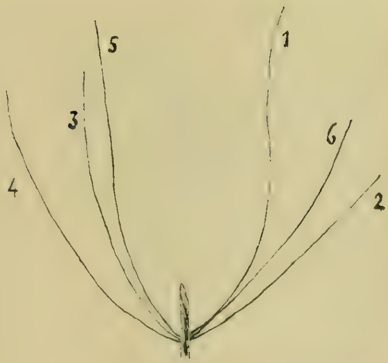
Photographie 12. — Le même arbre, photographié le 11 août 1896 : la branche prédominante est la branche nº 1. A droite de l'Epicéa *B*, on voit le spécimen *A*, pris du même côté que dans la photographie 10.



8



9



11

10

12

PLANCHE IV

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV.

Photographie 13. — Un Epicéa « annelé » le 19 avril 1896, coupé et photographié le 11 juillet 1901 : la place de l'annélation a été blanchie par de la craie pour être mieux visible. Il n'y a aucun relèvement de branches latérales. — On a fixé à côté de l'objet une échelle de 30 centimètres, divisés en millimètres.

Photographie 14. — Hêtre déchaussé peu à peu par la « Source de l'Empereur », dans la Forêt de Soignes, à Rouge-Cloître, près Bruxelles, et géotropiquement relevé. (Cliché de G. Clautriau, 11 mai 1896.)

13

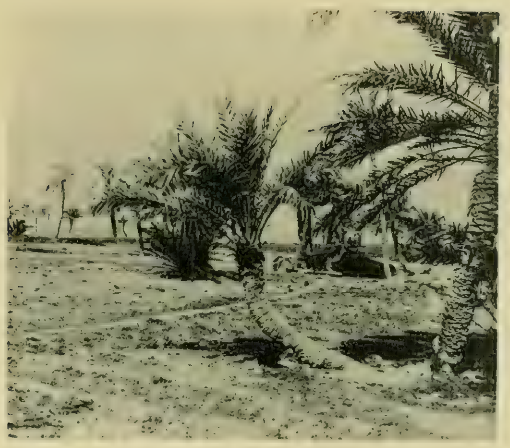
14

PLANCHE V

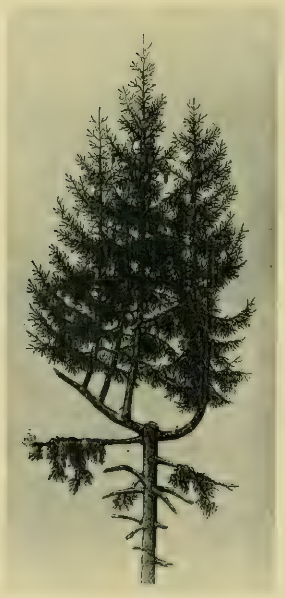
EXPLICATION DE LA PLANCHE V.

PHOTOGRAPHIE 15. — Relèvement géotropique chez un Dattier, bord de l'oasis de Biskra, Algérie. (Cliché de M. Hovelacque.)

PHOTOGRAPHIE 16. — *Picea excelsa* des environs de Kongsvinger (Norvège), dont le sommet avait été scié. (D'après SCHÜBELER, *Vaextlivet i Norge*, 1879, p. 90, fig. 40.)



15



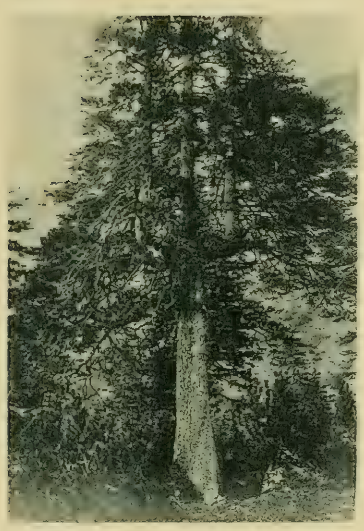
16

PLANCHE VI

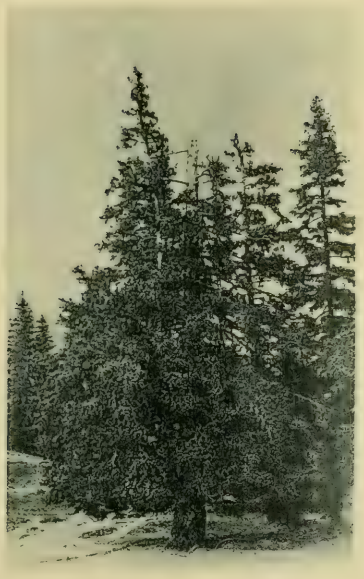
EXPLICATION DE LA PLANCHE VI.

Photographie 17. — *Abies pectinata* du Vorarlberg (Autriche) présentant six sommets secondaires, par suite du relèvement simultané de tout un verticille de branches, après fracture de la flèche. (D'après L. Klein, *Die Physiognomie der mitteleuropäischen Waldbäume*. Karlsruhe, 1899, fig. 13.)

Photographie 18. — *Picea excelsa* de la grande Scheidegg (Suisse), à flèche brisée et présentant huit sommets secondaires, par le relèvement de branches insérées à divers niveaux. (D'après L. Klein, *Op. cit.*, fig. 21.)



17



18

SUR LES
PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES
DES MÉLANGES DISSOUS
ET LA
DÉTERMINATION PHYSIOLOGIQUE
DE LEUR POUVOIR OSMOTIQUE

PAR

Fr. VAN RYSSELBERGHE (*)

Docteur en sciences.

SOMMAIRE.

INTRODUCTION 157

CHAPITRE PREMIER. — L'ÉQUILIBRE ET LA DISSOCIATION ÉLECTROLYTIQUES DANS LES MÉLANGES DISSOUS 159

A. — *Influence du mélange sur la dissociation* 159

1. Mélange de deux électrolytes avec un ion identique 160

Modification produite dans le degré d'ionisation d'un corps par l'adjonction d'un des produits de la dissociation 161

2. Mélange de plusieurs électrolytes avec un ion identique 165

3. Mélange d'électrolytes sans ion identique. 166

4. Solutions contenant des « anélectrolytes » 166

(*) Ce travail paraît simultanémen t ici et dans les *Annales de la Société royale des sciences médicales et naturelles,* t. XIV, 1905.

B. — *Détermination du coefficient de dissociation de substances mélangées dissoutes* 169

1. Corps avec un ion identique 169

2. Corps sans ion identique 172

CHAPITRE II. — Détermination de la conductivité électrique des solutions de substances mélangées 175

A. — *Méthode de Mac Gregor* 175

1. Expression traduisant la valeur de la conductivité électrique d'une solution de substances mélangées 175

2. Valeur de la conductivité électrique dans le cas de solutions initiales isohydriques. 177

3. « Solutions isohydriques » et « solutions correspondantes » . . 178

4. Erreur commise en prenant pour conductivité d'un mélange la moyenne arithmétique des conductivités initiales 178

5. Facteurs qui influent sur la valeur de la conductivité des solutions de corps mélangés : le changement survenu dans le degré de dissociation, l'obstacle à la migration des ions 180

B. — *Méthode de Schrader* 183

C. — *Méthode de Kay* 184

CHAPITRE III. — La pression osmotique des mélanges dissous . 187

A. — *Détermination théorique de la pression*. 187

1. Équation fondamentale concernant la pression osmotique des solutions. 187

a. Pressions évaluées en atmosphères 187

b. Pressions évaluées en myriotonies $\bar{M}$ 189

2. Expression traduisant la valeur de la pression osmotique d'un mélange dissous. — Loi de Dalton appliquée aux pressions osmotiques 191

3. « Solutions isohydriques » et « solutions isotoniques ». 194

4. Pression réelle et moyenne arithmétique des pressions initiales . . 196

5. Remarques sur l'expression traduisant la valeur de la pression d'un mélange dissous 196

B. — *Contrôle physiologique de la méthode théorique de détermination de la pression* 198

1. La méthode plasmolytique 198

a. Conditions auxquelles elle doit satisfaire 198

b. Degré de précision de la méthode 200

c. Résumé de la méthode physiologique 202

d. Exemple de recherche du pouvoir osmotique d'un mélange dissous 203

2. Résultats des recherches théoriques et expérimentales. 205

3. Discussion des résultats et recherches complémentaires sur la constitution des solutions sucrées 208

C. — *Conclusion générale* 216

BIBLIOGRAPHIE 217

INTRODUCTION.

La connaissance des propriétés des solutions a une grande importance pour le biologiste. Aussi suit-il pas à pas les progrès de la physico-chimie et applique-t-il même à cette science les procédés de recherche physiologiques.

Mais jusqu'ici ces méthodes, basées sur les propriétés de la cellule vivante, ont été appliquées exclusivement aux solutions qui ne contiennent qu'une espèce de substance, alors que celles qui intéressent surtout le physiologiste contiennent, en général, un mélange de plusieurs corps. Pourtant, les données physico-chimiques concernant les mélanges dissous ne font-elles plus défaut, grâce surtout aux travaux de Mac Gregor et de ses élèves.

Nous avons voulu faire un premier pas dans la voie que nous venons d'indiquer, par la recherche qui, à notre avis, s'imposait en premier lieu : s'assurer si la méthode physiologique, et plus spécialement celle qui consiste à déterminer le pouvoir osmotique d'une solution par la plasmolyse de cellules, est applicable à l'étude des solutions de substances mélangées, comme elle l'est à celle des solutions simples. Dans l'affirmative, elle doit pouvoir servir de contrôle aux données théoriques concernant la constitution intime des mélanges dissous, au même titre que l'expérimentation physico-chimique en ce qui concerne notamment la conductivité électrique des solutions.

Logiquement, il a fallu faire connaître dans un premier chapitre la constitution des mélanges dissous, telle qu'elle découle de la loi sur l'équilibre électrolytique, d'autant plus que cette notion sert de base à nos recherches personnelles.

Nous consacrons un deuxième chapitre à ce qui est connu relativement à la conductivité électrique des solutions complexes, afin de donner une idée plus complète des propriétés des mélanges dissous et de mettre ainsi le lecteur mieux à même d'apprécier nos propres recherches dont il est rendu compte au troisième chapitre. De plus, la marche suivie dans l'une des méthodes relatées de détermination théorique de la conductivité nous a servi dans le calcul des pressions des solutions mélangées.

On comprendra que la méthode d'exposition adoptée a eu forcément pour résultat d'écourter, dans une notable mesure, la partie du travail plus spécialement consacrée à nos recherches personnelles. Nous estimons, néanmoins, qu'il y avait utilité à exposer et discuter les connaissances actuelles sur les propriétés des mélanges dissous, d'autant plus que, pour ainsi dire, rien n'a été publié jusqu'ici sur ce sujet en langue française.

CHAPITRE PREMIER.

L'ÉQUILIBRE ET LA DISSOCIATION ÉLECTROLYTIQUES DANS LES MÉLANGES DISSOUS.

A. — **Influence du mélange sur la dissociation.**

Tout électrolyte en solution est partiellement dissocié en ses ions constituants. Son degré de dissociation répond à un état d'équilibre, la vitesse avec laquelle les molécules se dissocient étant devenue la même que celle avec laquelle les ions libres se recombinent.

La loi générale de Guldberg et Waage concernant l'équilibre chimique s'applique à l'équilibre électrolytique, les « masses actives » étant les *concentrations* en molécules non dissociées d'une part, en ions libres de l'autre.

Cette loi est vraie pour toute portion du volume total occupé par un électrolyte dissous en équilibre de dissociation. Et si la solution contient plusieurs corps, les parties non dissociées et les produits de dissociation d'une même substance, quoique disséminés dans toute la masse, peuvent être regardés comme occupant une partie déterminée du volume total. La loi d'équilibre convient à cette fraction de volume considérée séparément, au même titre qu'à l'ensemble des molécules, dissociées ou non, provenant des diverses substances en présence.

Mac Gregor appliqua ces considérations (1 et 2) (*) aux mélanges d'électrolytes dissous qui ne forment pas entre eux des molécules

---

(*) La bibliographie figure à la fin du travail.

complexes et qui sont inactifs, l'un vis-à-vis de l'autre, au point de vue chimique.

1. MÉLANGE DE DEUX ÉLECTROLYTES AVEC UN ION IDENTIQUE. — C'est le cas le plus simple. Représentons par B_1 et B_2 les nombres de molécules non dissociées des corps en présence ; par b_1 et b_2 ceux des ions communs résultant de l'ionisation ; par β_1 et β_2 ceux des ions non communs ; par v'_1 et v'_2 (*) enfin les volumes occupés par les électrolytes *dans* la solution complexe. Suivons maintenant Mac Gregor dans sa démonstration.

La loi d'équilibre appliquée aux régions respectives occupées par les deux électrolytes nous donne :

$$K_1 \frac{B_1}{v'_1} = \frac{b_1}{v'_1} \cdot \frac{\beta_1}{v'_1}, \tag{1}$$

$$K_2 \frac{B_2}{v'_2} = \frac{b_2}{v'_2} \cdot \frac{\beta_2}{v'_2}. \tag{2}$$

Appliquée au volume total, elle donne :

$$K_1 \frac{B_1}{v'_1 + v'_2} = \frac{b_1 + b_2}{v'_1 + v'_2} \cdot \frac{\beta_1}{v'_1 + v'_2}, \tag{3}$$

$$K_2 \frac{B_2}{v'_1 + v'_2} = \frac{b_1 + b_2}{v'_1 + v'_2} \cdot \frac{\beta_2}{v'_1 + v'_2}, \tag{4}$$

K_1 et K_2 étant les « constantes de dissociation », lesquelles ne dépendent que de la nature des corps et de la température.

Des relations (1) et (3) on tire :

$$K_1 \frac{B_1 v'_1}{v'_1 \beta_1} = \frac{b_1}{v'_1},$$

$$K_1 \frac{B_1(v'_1 + v'_2)}{(v'_1 + v'_2)\beta_1} = \frac{b_1 + b_2}{v'_1 + v'_2};$$

(*) Dans tout ce qui suit, les quantités marquées de ′ sont celles qui ont pu se modifier *dans* la solution complexe.

ou bien :

$$K_1 \frac{B_1}{\beta_1} = \frac{b_1}{v'_1}, \tag{5}$$

$$K_1 \frac{B_1}{\beta_1} = \frac{b_1 + b_2}{v'_1 + v'_2}; \tag{6}$$

d'où l'on déduit :

$$\frac{b_1}{v'_1} = \frac{b_1 + b_2}{v'_1 + v'_2}$$

et par suite :

$$\frac{b_1}{v'_1} = \frac{b_2}{v'_2}. \tag{7}$$

On arriverait au même résultat en partant des relations (2) et (4).

En conséquence, pour que l'équilibre existe dans une solution de deux électrolytes mélangés, il faut que le nombre de molécules dissociées ou (ce qui revient au même) le nombre d'ions identiques soit le même, par unité de volume, pour les deux. Ou encore : les concentrations en ions semblables doivent être égales.

Cela revient à dire que les deux portions constituantes de la solution complexe doivent, à l'équilibre, être *isohydriques*. C'est ainsi qu'Arrhenius (4) nomma tout d'abord les solutions d'acides ayant même concentration en ions identiques H et qui, mélangées, ne subissent aucune modification ni dans leurs volumes respectifs, ni dans leur degré de dissociation. Le terme a été étendu dans la suite aux solutions de substances ayant un ion identique de nature quelconque et se comportant, en mélange, comme les acides isohydriques.

Modification produite dans le degré d'ionisation d'un corps par l'adjonction d'un des produits de la dissociation. — A moins d'opérer avec des solutions isohydriques, un électrolyte éprouve donc, par l'adjonction d'un deuxième corps qui contient un ion identique, un changement dans son état de dissociation. Comment faut-il se représenter ce phénomène ?

Supposons tout d'abord qu'un électrolyte binaire occupe un volume bien déterminé et qu'il y ait équilibre entre les molécules non dissociées m et les produits de dissociation de m' molécules. Nous avons, dès lors, comme équation d'équilibre :

$$Km = m' \cdot m'. \qquad (1)$$

Ajoutons un des produits de la dissociation jusqu'à concurrence de p ions, tout en admettant que le volume ne change point. Pour que l'équilibre subsiste, m doit augmenter d'une quantité q telle que :

$$K(m + q) = (m' + p - q)(m' - q). \qquad (2)$$

La comparaison entre les égalités (1) et (2) montre que q est une quantité positive. Autrement dit : la dissociation a rétrogradé.

C'est ce que Friedel (Nernst, p. 441) observa en ajoutant à du chlorure de méthyle l'un des produits de dissociation : la quantité de l'autre diminua. De même, quand on ajoute du $PhCl_3$ ou simplement du Cl à du $PhCl_5$ gazeux, le nombre de molécules non dissociées augmente.

⁂

Si, tout en ajoutant l'un des produits de dissociation, on augmente le volume, il y aura d'une part, par suite même de cette augmentation de volume, tendance à dissociation plus forte, tandis que d'autre part, la présence d'une nouvelle quantité d'ions identiques tendra plutôt à occasionner un effet contraire; de telle sorte qu'en dernière analyse, il peut y avoir, suivant les cas, persistance ou rétrogradation du degré de dissociation initial.

Par exemple (Nernst, p. 441), si on ajoute à un volume donné de $PhCl_5$ gazeux un volume déterminé de Cl ou de $PhCl_3$, de telle sorte que le volume total soit égal à la somme des volumes partiels, le degré de dissociation restera ce qu'il était si la pression du Cl ajouté égale celle du Cl dans le $PhCl_5$.

Il découle aussi de là que si on mélange des solutions *isotoniques* de deux corps possédant un ion identique, de façon que le volume total égale la somme des volumes mélangés, le degré de dissociation restera invariable de part et d'autre : les deux solutions sont en même temps *isohydriques*. Cela concorde d'ailleurs avec des observations inédites d'Ostwald, dont les résultats furent communiqués à Arrhenius (3, p. 53) et d'après lesquelles les quantités de dissolvant dont s'emparent deux corps mélangés sont proportionnelles aux nombres de molécules présentes, tout au moins si les corps ont une composition semblable. Or des solutions équimoléculaires de deux corps de même structure chimique sont, en effet, théoriquement isotoniques.

⁂

Envisageons deux électrolytes qui ont encore un ion identique, par exemple deux acides dont l'ion commun est H. Si à une solution contenant C molécules de l'un des acides et répondant à la formule d'équilibre

$$Kc = c_1 \cdot c_1 \qquad (1)$$

($c + c_1$ égalant C) nous ajoutons le deuxieme acide tout en maintenant le volume constant, la concentration en ions H augmente et l'expression d'équilibre devient :

$$Kc' = c'_1(c'_1 + c_2) \qquad (2)$$

($c' + c'_1$ égalant encore C).

Il découle de ces deux équations :

$$c' > c$$
$$c_1 > c'_1.$$

Encore une fois : la dissociation a rétrogradé, et cela d'une quantité bien déterminable.

D'après les recherches de Paul et Krönig (Jorissen), le pouvoir bactéricide des sels de mercure ne dépend que de l'ion mercure, et le chlorure, le bromure, l'iodure et le cyanure de ce métal doivent être rangés dans l'ordre indiqué tant au point de vue de leur degré de dissociation que de leur propriété désinfectante. La présence de NaCl dans une solution de sublimé devant amener un abaissement du degré de dissociation de ce dernier corps, rien d'étonnant à ce que les expérimentateurs cités observèrent, dans ces conditions, un affaiblissement du pouvoir désinfectant.

La rétrogradation de la dissociation peut encore se démontrer qualitativement au moyen du para-nitrophénol (Nernst, p. 499). L'ion négatif de ce corps est jaune, tandis que sa molécule non dissociée est incolore. Si à une solution aqueuse de la substance on ajoute un acide, la coloration jaune, due donc à des ions négatifs libres, disparaît graduellement : les ions H ajoutés font baisser le degré de dissociation. C'est d'ailleurs sur ce phénomène que repose la théorie des réactions colorées ou des « indicateurs », ceux-ci n'étant, d'après Ostwald (p. 799), que des acides faibles ou des bases faibles dont les molécules non dissociées n'ont pas la même coloration que les ions (*).

Arrhenius (5) donne même du phénomène de rétrogradation de la dissociation une démonstration quantitative. A de l'acide acétique il ajoute de l'acétate de sodium et il détermine la vitesse d'inversion du sucre de canne mélangé en même temps à l'acide,

---

(*) Ces substances peuvent servir à une démonstration élégante des phénomènes qui viennent d'être décrits.

Les ions du méthyle-orange sont jaunes, tandis que ses molécules sont rouges. Si à une solution diluée de ce corps on ajoute peu à peu un acide très dilué, la dissociation diminue graduellement à cause de la présence d'une quantité croissante d'ions H; aussi la coloration jaune fait-elle insensiblement place à la rouge, et il arrive un moment où la liqueur est franchement rouge. En neutralisant maintenant peu à peu par NaOH, les ions H se combinent aux ions OH pour former de l'eau, tandis que Na remplace H pour former NaCl. La solution jaunit de nouveau peu à peu, et du moment où il n'y a plus que peu d'ions H en présence, ceux-ci ne suffisent plus à empêcher la dissociation du méthyle-orange, et une seule goutte de NaOH peut suffire à faire virer toute la liqueur au jaune.

Non dissociée, la phénolphtaléine est incolore. Si l'on titre, par exemple, NaOH par HCl, les anions de ce corps ajouté colorent la solution en rouge. A mesure que les ions OH deviennent moins nombreux (ou que les molécules vitesse qui est, en effet, une mesure de la quantité d'ions H libres en présence. Or, il se fait que dans ces conditions, l'inversion se poursuit plus lentement qu'en présence de l'acide seul, et d'autant plus lentement que la quantité d'acétate est plus grande.

2. MÉLANGE DE PLUSIEURS ÉLECTROLYTES AVEC UN ION IDENTIQUE. — En appliquant la loi d'équilibre aux régions occupées dans la solution respectivement par chacun des corps dissous, nous obtenons des équations semblables à celles (1) et (2) trouvées dans le cas d'un mélange de deux électrolytes seulement. En l'appliquant ensuite successivement aux portions occupées par 2, 3, 4... électrolytes, nous arrivons à des expressions semblables à (3) et (4). Nous en tirons :

$$\frac{b_1}{v'_1} = \frac{b_2}{v'_2} = \frac{b_3}{v'_3} = \frac{b_4}{v'_4} = \dots$$

NaCl formées augmentent en nombre), la dissociation de NaOH devient moins intense, tandis que la production d'ions H augmente.

Il arrive ainsi un moment où la dissociation du sel de sodium de la phénolphtaléine devient possible. Dès lors, à côté des anions rouges apparaissent des molécules non dissociées de l'indicateur. La teinte s'affaiblit de plus en plus jusqu'à décomposition complète.

Le sel de sodium du méthyle-orange étant plus dissociable, colore la solution en jaune jusqu'après neutralisation complète de NaOH par HCl : il faut un excès d'H pour faire disparaître ses ions.

Si le méthyle-orange semble donc convenir le mieux pour titrer les bases, la phénolphtaléine semble devoir mériter la préférence pour titrer les acides.

Une solution de méthyle-orange versée dans une solution de PO_4H_3, par exemple, colore la liqueur en rouge : la grande quantité d'ions H fait rétrograder la dissociation de l'indicateur. Si l'on ajoute NaOH, il y a formation de H_2O et les ions Na remplacent ceux d'H de l'acide. Quand la quantité d'ions H ne suffit plus à entraver complètement la dissociation du méthyle-orange, les anions de celui-ci colorent la solution en un jaune de plus en plus intense.

Il est à noter que le méthyle-orange ne peut servir qu'à titrer un seul atome H de PO_4H_3, car il se montre neutre vis-à-vis de PO_4H_2Na. La phénolphtaléine n'est pas dissociée non plus dans une solution de ce corps, et ce n'est que quand tous les ions H de la réaction $H_2PO_4 = HPO_4 + H$ ont été employés par NaOH et qu'un excès d'ions OH empêche l'ionisation de l'eau qu'apparaissent les anions rouges de l'indicateur.

C'est-à-dire que la concentration en ions identiques est encore la même pour toutes les solutions élémentaires considérées *dans* le mélange.

3. MÉLANGE D'ÉLECTROLYTES SANS ION IDENTIQUE. — Dans ce cas, il existe dans la solution, à côté des corps qu'on a dissous, d'autres électrolytes qui y prennent naissance par voie de double décomposition. Si l'on compose, par exemple, une solution de NaCl + KBr, elle contiendra, outre ces deux sels, du KCl et du NaBr. Il en résulte qu'il y a à considérer dans la solution huit espèces d'éléments actifs : les molécules non dissociées des quatre corps mentionnés, plus les quatre ions qui les composent.

Si l'on applique la loi d'équilibre d'abord à la portion occupée, dans le volume total, par chacun des quatre électrolytes, nous obtenons quatre équations de la forme :

$$K\frac{B}{v'} = \frac{b}{v'} \cdot \frac{\beta}{v'} \cdot$$

Raisonnant ensuite sur chaque corps considéré sous un volume égal au sien augmenté de celui occupé par la substance qui contient un ion identique, nous avons huit équations de la forme :

$$K_1 \frac{B_1}{v'_1 + v'_3} = \frac{b_1 + b_3}{v'_1 + v'_3} \cdot \frac{\beta_1}{v'_1 + v'_3} \cdot$$

De ces douze égalités, on déduit toujours la même condition d'équilibre :

$$\frac{b_1}{v'_1} = \frac{b_2}{v'_2} = \frac{b_3}{v'_3} = \frac{b_4}{v'_4} = \cdots.$$

4. SOLUTIONS CONTENANT DES « ANÉLECTROLYTES ». — Depuis Helmholtz, il est admis qu'il n'existe pas de corps non conducteurs de l'électricité. De même, des substances pas du tout dissociables semblent ne pas exister en fait.

Le degré de dissociation d'un corps est-il du même ordre que celui de l'eau ou encore moindre, il devient difficile, sinon impossible, d'en démontrer l'ionisation par la méthode habituelle de la recherche de sa conductivité électrique. Des recherches délicates de Kullgren (Euler, 2) concernant l'influence des hydrates de carbone sur la saponification de l'éther éthylacétique, ont mis en évidence que plusieurs substances regardées jusque-là comme des anélectrolytes absolus sont bien réellement dissociées. C'est ainsi que cet auteur démontre la dissociation de la saccharose, de la dextrose, de la lévulose qui libéreraient notamment des ions H. Ces composés seraient en réalité des acides faibles.

D'autres chimistes expriment une opinion semblable. Madsen, entre autres, regarde les réactions suivantes comme très probables :

$$C_{12}H_{22}O_{11} + NaOH = C_{12}H_{21}O_{11}Na + H_2O,$$
$$C_6H_{12}O_6 + NaOH = C_6H_{11}O_6Na + H_2O.$$

Il a même calculé la quantité de sel ainsi produite en déterminant, à la même température, la vitesse de saponification occasionnée par NaOH, une fois en présence de l'hydrate de carbone, une autre fois en l'absence de ce corps.

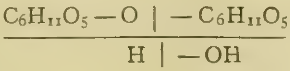
La saponification étant due exclusivement à l'alcali libre, la quantité non active serait combinée au sucre pour former un « saccharosate », un « dextrosate », un « lévulosate », etc.

D'après le principe des masses actives, la condition d'équilibre pour de telles solutions serait :

$$Kc_2 = c \cdot c_1,$$

c_2 étant la concentration en saccharosate, par exemple,
c et c_1 les concentrations en sucre et en NaOH.

On peut objecter à cela que la saccharose, par exemple, se conduit dans certains cas plutôt comme un véritable sel et se dissocie en deux ions organiques. Ainsi :



$$\frac{C_6H_{11}O_5 - O \mid - C_6H_{11}O_5}{H \mid - OH}$$

Pourtant, il n'est pas impossible *a priori* qu'une substance donnée puisse se dissocier de plus d'une manière. D'ailleurs, il est certain que les électrolytes plurivalents, par exemple, subissent une dissociation graduelle, et Bredig (Euler, 3) nous signale une série de corps qui s'ionisent différemment selon les conditions de l'expérimentation.

Ne cherchons pas davantage à établir la nature des anions et des cations des corps en question et représentons-les simplement par A et K.

Si la réaction entre ions existe, on peut expliquer comme suit l'inversion catalytique de la saccharose.

Y a-t-il simplement présence d'eau dont les concentrations en ions soient OH et H, la vitesse de la réaction est exprimée par le produit

$$A \times K \times OH \times H.$$

La saccharose et l'eau étant très peu dissociées, ce produit est nécessairement très petit. Si l'un des facteurs devient égal à O, l'inversion devient, par le fait même, nulle.

Ajoutons HCl par exemple, donc beaucoup d'ions H et Cl. La dissociation de l'eau rétrogradera, mais néanmoins le produit ci-dessus augmentera. Conséquence : l'inversion s'effectuera plus rapidement.

Spohr, dans son intéressant travail concernant l'influence des sels sur les réactions chimiques, arrive aussi à conclure que, dans une solution complexe d'un sel et d'une substance telle que la saccharose, un phénomène d'échange a lieu entre les deux corps, ce qui amènerait une plus grande dissociation du sucre, phénomène que Euler (1, 2) a d'ailleurs aussi constaté.

Enfin, nous croyons avoir montré pour notre part, par des expériences d'un tout autre ordre et dont il sera rendu compte plus loin, que les substances sucrées sont bien réellement dissociées, mais qu'à partir d'une certaine concentration, l'ionisation se trouve probablement masquée par une condensation moléculaire partielle.

Dès qu'il est admis que les « anélectrolytes » dont il vient d'être question sont plus ou moins dissociés, il est permis, il devient même nécessaire, quelle que soit d'ailleurs la nature de leurs ions, d'étendre à eux tout ce qui a été dit concernant les électrolytes, et nous pouvons nous résumer en disant :

L'équilibre existe dans un mélange de plusieurs substances dissoutes, non capables de former entre elles des molécules complexes, lorsque les différentes solutions élémentaires dans lesquelles peut se décomposer le mélange sont devenues isohydriques, le nombre de ces solutions élémentaires pouvant surpasser celui des corps mis en présence par suite de la double décomposition de ces derniers. Le degré d'ionisation des corps dissous se modifie en conséquence, à moins que les solutions initiales ne soient déjà isohydriques.

B. — Détermination du coefficient de dissociation de substances mélangées dissoutes.

1. Corps avec un ion identique. — Envisageons succinctement la méthode suivie par Mc Gregor.

D'après la signification du coefficient d'ionisation, nous avons :

$$\frac{b_1}{v'_1} = \frac{\alpha'_1 n_1}{v'_1} = \frac{\alpha'_1}{\frac{v'_1}{n_1}} = \frac{\alpha'_1}{\mathrm{v}'_1};$$

b_1 et v'_1 ont la même signification que plus haut,

α'_1 est le coefficient d'ionisation du corps *dans* la solution complexe,

n_1 le nombre de moles dissoutes dans le volume v'_1,

v'_1 le volume occupé par une mole, c'est-à-dire la dilution.

De même :

$$\frac{b_2}{v'_2} = \frac{\alpha'_2}{\mathrm{v}'_2}.$$

Partant de là, Mc Gregor appuie son système de détermination des α' sur quatre équations qui résultent :

1° de la condition d'équilibre :

$$\frac{\alpha'_1}{v'_1} = \frac{\alpha'_2}{v'_2}; \tag{1}$$

2° de l'égalité qui existe entre le volume de la solution complexe et la somme des volumes de ses régions constitutives :

$$n_1 v'_1 + n_2 v'_2 = 1; \tag{2}$$

3° du fait qu'à une température déterminée, le coefficient d'ionisation dépend uniquement de la dilution et que la concentration en ions est donc fonction de cette dilution :

$$\frac{\alpha'_1}{v'_1} = f_1(v'_1) \tag{3}$$

$$\frac{\alpha'_2}{v'_2} = f_2(v'_2). \tag{4}$$

Pour ce qui est de ces fonctions, elles peuvent être déterminées par des mesures de conductivité moléculaire spécifique de séries suffisamment étendues de solutions simples. Mais ces fonctions étant très compliquées, les quatre équations servant à la recherche des quatre inconnues α'_1 — α'_2 — v'_1 — v'_2 ne peuvent être résolues directement, même si les fonctions étaient connues, mais elles peuvent être déterminées graphiquement (Mc Gregor, 4).

On trace, une fois pour toutes, deux courbes ayant pour abscisses les concentrations en ions $\frac{\alpha}{v}$ d'une série de *solutions simples* (3) et (4) et pour ordonnées n_1 et n_2 fois les valeurs V des dilutions (2). On cherche deux points, un sur chaque courbe, répondant à une même abscisse (1) et dont les ordonnées satisfont à la relation (2). L'abscisse commune donne la concentration en ions des deux portions de la solution complexe; les ordonnées correspondantes, les dilutions v'_1 et v'_2 des deux solutions partielles du mélange. Les produits de l'abscisse commune par v'_1 et v'_2 sont les valeurs respectives de α'_1 et α'_2.

La recherche de l'abscisse commune et des deux ordonnées peut se faire par tâtonnement. Mc Gregor (4) a donné trois méthodes graphiques qui mènent plus exactement et presque toujours aussi plus facilement au but.

Nous ne nous arrêterons qu'à celui des trois procédés auquel nous accordons la préférence, celui que nous avons suivi dans nos propres recherches comme étant, à notre avis, le plus expéditif et le moins sujet à des erreurs.

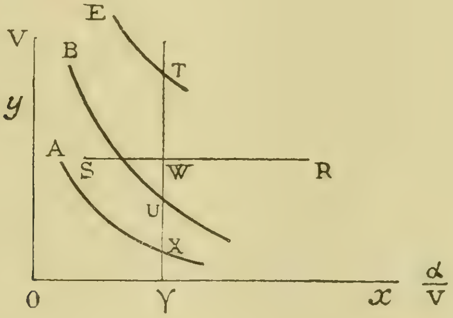


Fig. 1.

Les courbes A et B ont pour ordonnées les dilutions de solutions simples et pour abscisses les concentrations en ions de ces mêmes solutions.

La courbe E a les mêmes abscisses et des ordonnées valant le $\frac{n_2}{n_1}$ des ordonnées de B.

RS est mené parallèlement à l'axe des x, à une distance de celui-ci égal à $\frac{1}{2n_1}$.

TY est mené parallèlement à l'axe des y de façon que la portion TX soit partagée en deux parties égales par RS.

Les deux points X et U où la droite TZ coupe les courbes A et B ont l'abscisse commune OY et les ordonnées XY et UY telles que

$$XY + \frac{n_2}{n_1} UY = 2WY = \frac{1}{n_1},$$

ce qui n'est qu'une traduction de la deuxième des quatre équations fondamentales :

$$n_1 v'_1 + n_2 v'_2 = 1$$

laquelle peut, en effet, s'écrire :

$$v'_1 + \frac{n_2}{n_1} v'_2 = \frac{1}{n_1}.$$

Quant aux données qui doivent servir au tracé des courbes *A* et *B*, on les déduit de déterminations de conductivité que l'on a faites soi-même ou dont on trouve les résultats soit dans des ouvrages comme ceux d'Ostwald, Kohlrausch et Holborn, Kohlrausch et Maltby, soit dans des mémoires tels que ceux de Kohlrausch, de Mc Gregor et de ses élèves.

2. Corps sans ion identique. — Comme nous l'avons vu déjà, les choses se compliquent ici car, outre les corps dissous, la solution en contient d'autres issus des premiers par voie de double décomposition. Envisageons le cas le plus simple : celui du mélange de deux électrolytes tels que NaCl et KBr, par exemple. La solution complexe en contient alors réellement quatre : NaCl, KBr, KCl, NaBr.

Il a été démontré par Arrhenius (5) que si une solution complexe résulte du mélange de quatre solutions simples de corps dont deux peuvent être regardés comme résultant de la double décomposition des autres, l'ionisation ne subit aucune modification si 1° les solutions initiales sont suffisamment diluées pour qu'aucun changement de volume ne se produise lors du mélange ; 2° la concentration en ions est la même dans les quatre solutions simples ; 3° ces dernières sont employées en quantités telles que le produit des volumes occupés respectivement par les solutions de NaCl et de KBr, par exemple, soit égal à celui des volumes des solutions de NaBr et de KCl, substances qui peuvent résulter de la double décomposition des deux premières.

Mc Gregor et Archibald (1, Archibald 1) commencent donc par tracer des courbes qui montrent, pour des solutions simples des quatre corps, la relation entre la concentration en ions et la dilution. Ils déterminent ensuite, sur ces courbes, les dilutions qui correspondent a une même concentration en ions et arrivent à pouvoir préparer ainsi quatre solutions isohydriques dont ils connaissent les dilutions v, le nombre n d'équivalents-grammes de substance dans un même volume v, les concentrations en ions $\frac{\alpha}{\mathrm{v}}$ et les coefficients de dissociation α.

Si donc nous connaissons la concentration en ions d'une solution complexe de quatre corps dont deux résultent de la double décomposition des autres, il devient possible de composer, en partant de quatre solutions simples, un mélange complètement identique au premier.

En effet, désignons par 1 et 2 les deux électrolytes sans ion identique qui ont été mélangés, par 3 et 4 les deux autres, par n_1 et n_2 le nombre d'équivalents-grammes qui ont donné la solution complexe. En vertu de la nature de la double décomposition, nous avons, en représentant par N les nombres d'équivalents-grammes présents *dans* le mélange :

$$n_1 = N_1 + N_3,$$
$$n_2 = N_2 + N_3,$$
$$N_3 = N_4.$$

Prenons de 4 un volume arbitraire v_4. Il contient $\frac{v_4}{\mathrm{v}_4} = n_4$ équivalents-grammes de ce corps.

Le volume de 3 qui devra être mélangé aux autres est :

$$v_3 = \mathrm{v}_3 \cdot \frac{v_4}{\mathrm{v}_4} \cdot$$

Considérons maintenant un volume v_2. Pour qu'il ne se produise, lors du mélange, aucun changement dans la dissociation, il faut que

$$v_2 = v_3 \frac{v_4}{v_2} = \mathrm{V}_3 \cdot \frac{v_2}{\mathrm{V}_4 v_2} \, ;$$

Si nous avons pris v_2 égal à v_4, v_1 sera égal à v_3.

La conductivité électrique du mélange ainsi composé doit être celle de la solution complexe donnée. C'est ce que confirme l'expérience.

CHAPITRE II.

DÉTERMINATION DE LA CONDUCTIVITÉ ÉLECTRIQUE DES SOLUTIONS DE SUBSTANCES MÉLANGÉES.

A. — **Méthode de Mac Gregor.**

1. — EXPRESSION TRADUISANT LA VALEUR DE LA CONDUCTIVITÉ ÉLECTRIQUE D'UNE SOLUTION DE SUBSTANCES MÉLANGÉES. — Entre le coefficient d'ionisation α d'un électrolyte dissous, la conductivité électrique spécifique μ de la solution et la conductivité spécifique μ_∞ d'une solution infiniment diluée de la même substance, il existe la relation connue :

$$\alpha = \frac{\mu}{\mu_\infty}.$$

Si $\mu_{\infty 1}$, $\mu_{\infty 2}$ ..... sont les conductivités spécifiques moléculaires de plusieurs substances en solutions infiniment diluées, les conductivités μ_1, μ_2 ..... de solutions contenant n_1, n_2 ..... équivalents-grammes seront :

$$\mu_1 = \alpha_1 n_1 \mu_{\infty 1},$$

$$\mu_2 = \alpha_2 n_2 \mu_{\infty 2},$$

$$\cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot$$

Mélangeons ces substances dissoutes. La conductivité électrique μ_θ de la solution finale (pour autant qu'il n'y ait pas formation de molécules complexes) sera égale à la moyenne arithmétique des conductivités des solutions élémentaires *dans* le mélange.

Les travaux de Mc Gregor et de ses élèves montrent suffisamment qu'il existe une concordance aussi satisfaisante que possible [tout au moins dans les cas d'électrolytes très dissociables (*)] entre les résultats ainsi calculés et ceux déterminés expérimentalement. Dans le cas de deux électrolytes, la valeur de μ_θ peut se représenter ainsi :

$$\mu_\theta = \frac{1}{p(v_1 + v_2)} \alpha'_1 n_1 v'_1 \mu'_{\infty 1} + \alpha'_2 n_2 v'_2 \mu'_{\infty 2};$$

p exprime le rapport entre le volume total du mélange $(v'_1 + v'_2)$ et la somme des volumes $(v_1 + v_2)$ des solutions initiales, rapport qui peut être déterminé par des mesures de densité avant et après le mélange. Ce facteur p disparaît lorsque le volume total de la solution complexe est égal à la somme des volumes mélangés.

Les α' sont les nouveaux coefficients de dissociation, déterminables par la méthode décrite, de même que les dilutions v'_1 et v'_2, lesquelles permettent de calculer v'_1 et v'_2.

Les n sont connus ou à chercher par l'analyse chimique.

Les μ'_∞ sont les conductivités moléculaires spécifiques pour des dilutions infinies, dans les conditions nouvelles où se trouvent les électrolytes. Si la solution finale est suffisamment diluée, ces valeurs peuvent être considérées comme étant les mêmes que celles qui se rapportent aux solutions simples. Les vitesses des ions d'une substance paraissent, en effet, n'être guère influencées par la présence de petites quantités d'ions provenant d'une autre. Or, il est établi que la conductivité équivalente d'un corps en solution est proportionnelle, non seulement au nombre d'ions qu'elle forme, mais encore à la somme des vitesses de migration u et l des anions et des cations, de sorte que

$$\mu = (u + l)\alpha,$$
$$\mu_\infty = u + l,$$

α exprimant le degré de dissociation, lequel devient égal à 1 dans une solution infiniment diluée.

(*) On verra plus loin quelle est la raison d'être de cette restriction.

Hittorf, dans l'un de ses importants travaux, a d'ailleurs démontré, par l'analyse des changements qui surviennent du côté de l'une des électrodes, que dans une solution diluée de KI + KCl, corps dont les rapports des vitesses de migration des ions sont identiques (Hittorf, p. 55), les quantités de Cl et d'I se trouvent dans un rapport invariable pendant toute la durée de l'électrolyse.

Il en résulte que, pour autant que la concentration soit faible, les μ'_∞ des expressions ci-dessus peuvent être remplacés par la conductivité μ_∞ de solutions infinement diluées *simples* et déterminée expérimentalement, ou bien par le calcul, en recourant aux vitesses de migration des ions, comme nous l'avons montré, ou à l'une des formules appropriées (*).

2. Valeur de la conductivité électrique dans le cas de solutions initiales isohydriques. — Si les solutions initiales sont isohydriques, ni le volume, ni les coefficients de dissociation ne changent dans le mélange. Ici la conductivité de la solution finale qui peut se représenter comme suit :

$$\mu_\theta = \frac{1}{v_1 + v_2} (\alpha_1 n_1 v_1 \mu_{\infty 1} + \alpha_2 n_2 v_2 \mu_{\infty 2}),$$

devient facile à calculer, puisqu'il suffit de déterminer la moyenne arithmétique des conductivités des solutions simples.

La conductivité spécifique d'une solution étant

$$\mu = \alpha n \mu_\infty,$$

(*) $$\frac{\mu^2_v}{\mu_\infty(\mu_\infty - \mu_v)v} = \text{K Ostwald},$$

$$\frac{\left(\frac{\mu_v}{\mu_\infty}\right)^2}{\sqrt{v}\left(1 - \frac{\mu_v}{\mu_\infty}\right)} = \text{K (Rudolphi)}, \qquad \frac{\left(\frac{\mu_v}{\mu_\infty}\right)^3}{\left(1 - \frac{\mu_v}{\mu_\infty}\right)^2 v} = \text{K (van 't Hoff)}.$$

nous avons, en effet :

$$\mu_\theta = \frac{1}{v_1 + v_2}(\mu_1 v_1 + \mu_2 v_2).$$

Cette expression se simplifie encore si l'on part de volumes égaux de solutions isohydriques :

$$\mu_\theta = \frac{1}{2v}(\mu_1 v + \mu_2 v) = \frac{1}{2}(\mu_1 + \mu_2).$$

3. « Solutions isohydriques » et « solutions correspondantes ». — Bender (p. 179) appelle « correspondantes », des solutions chimiquement inactives l'une vis-à-vis de l'autre et dont les constantes physiques ne changent pas lorsqu'on les mélange dans n'importe quelle proportion. Les solutions isohydriques peuvent donc être regardées comme correspondantes, eu égard tout au moins à la conductivité et à la résistance électriques, et pour autant que les solutions ne soient pas trop concentrées. Arrhenius a constaté, en effet, qu'à partir d'une certaine concentration, les deux expressions « solutions isohydriques » et « solutions correspondantes » ne concordent plus tout à fait. C'est l'une des raisons pour lesquelles il n'a pas adopté (2, p. 75) l'appellation de Bender. La deuxième raison est que le terme « correspondierende Lösungen » est déduit d'une relation purement arithmétique. D'ailleurs, le rapport simple qui, d'après Bender et Brückner, existerait entre les nombres de molécules de solutions correspondantes ne s'applique pas, au point de vue de la conductivité électrique, à toutes les solutions isohydriques, notamment pas aux solutions acides, comme le montrent les expériences d'Arrhenius (3). De plus, Mc Gregor (3, p. 230) est parvenu à démontrer théoriquement qu'il est impossible que ce rapport simple entre les nombres de molécules soit même général à toutes les solutions correspondantes.

4. Erreur commise en prenant pour valeur de la conductivité d'un mélange la moyenne arithmétique des conductivités initiales. — Il semble résulter des expériences de Grotrian (2), Bouty,

Wershoven, Klein que la valeur μ_θ d'un mélange d'électrolytes dissous est sensiblement égale à la moyenne calculée des μ des solutions non encore mélangées.

Chroustchoff et Pachkoff admettent pourtant que la valeur de μ pour la solution complexe est plus petite que cette moyenne lorsque, par suite d'une dilution plus grande résultant du mélange, il se produit une décomposition plus forte des substances ou lorsqu'il y a formation de sels doubles, cas particulier dont nous ne nous occupons pas. D'autre part, il ressort des expériences de Bender (p. 192) que la différence entre la conductivité observée et la conductivité moyenne calculée, en supposant la dissociation invariable, même s'il s'agit du mélange de volumes égaux de solutions équimoléculaires, augmente avec la concentration. Bien avant lui, Bouchotte avait déjà montré que la conductivité de mélanges concentrés est supérieure à la moyenne des conductivités élémentaires, et Paalzow, que la résistance électrique de mélanges est notablement plus rapprochée de celle de la solution la mieux conductrice.

La différence entre μ_θ, moyenne arithmétique des μ des solutions initiales, et μ_θ calculée en tenant compte des α' qui caractérisent les corps *dans* la solution complexe, peut s'exprimer comme suit, en admettant qu'il n'y ait pas contraction :

$$\frac{1}{(v_1 + v_2)} \left[(\alpha_1 - \alpha'_1) n_1 v_1 \mu_{\infty 1} + (\alpha_2 - \alpha'_2) n_2 v_2 \mu_{\infty 2} \right].$$

Cette quantité ne s'annule que si 1° les solutions sont infiniment diluées, auquel cas tous les α deviennent égaux à 1 ; 2° les solutions sont isohydriques : les différences $(\alpha_1 - \alpha'_1)$ et $(\alpha_2 - \alpha'_2)$ deviennent égales à 0; 3° les effets des variations subies par l'ionisation dans le mélange s'équilibrent.

Il suit de là qu'il convient de recourir aux coefficients de dissociation que les substances ont *dans* la solution si l'on veut arriver à des déterminations de conductivité aussi exactes que possible. Mc Gregor (1, p. 117) a, de la sorte, obtenu des résultats en concordance avec les données expérimentales pour des solutions de concentration moindre que deux moles par litre. La méthode peut être regardée comme donnant, en général, des résultats exacts pour des concentrations n'excédant pas une mole par litre. C'est ce qui découle notamment des travaux de Mc Gregor et Archibald (2). Barmwater et Sabat ont aussi montré que le calcul de μ_θ n'est applicable, en effet, qu'à des solutions relativement diluées.

5. FACTEURS QUI INFLUENT SUR LA VALEUR DE LA CONDUCTIVITÉ DES SOLUTIONS DE CORPS MÉLANGÉS : LE CHANGEMENT SURVENU DANS LE DEGRÉ DE DISSOCIATION, L'OBSTACLE A LA MIGRATION DES IONS. — L'excès de la μ_θ observée sur la calculée, pour les mélanges concentrés, serait-il dû à ce que nous avons admis μ_∞ identique dans le mélange et dans les solutions simples? Autrement dit, le mélange influencerait-il la vitesse de migration des ions?

De prime abord, la vitesse moyenne des ions dans le mélange doit différer de celle qui caractérise les solutions initiales. Dans des mélanges dilués d'électrolytes très dissociables, la différence doit être inappréciable; elle doit être très petite dans les mélanges de dilution moyenne, mais non négligeable à partir de certaines concentrations.

Arrhenius (5), pour compléter les recherches de Stephan et de Lenz, dont on ne peut guère tirer des conclusions générales, étudia l'influence qu'exerce sur la conductivité d'un électrolyte la présence de petites quantités d'un anélectrolyte. Si la solution de l'électrolyte n'est pas trop diluée, la dissociation de ce dernier diminue, mais aussi l'obstacle opposé à la migration des ions devient plus grand : deux facteurs qui tendent à diminuer la conductivité.

L'influence de l'anélectrolyte sur la vitesse des ions serait même plus notable que celle exercée sur le degré de dissociation.

Wiedemann avait déjà constaté que la conductivité de solutions concentrées ne dépend pas seulement de α, mais encore de la densité de la solution. Grotrian (1) et Stephan démontrèrent aussi, en variant la température de solutions simples ou de solutions dans l'eau additionnée d'alcool, que la conductivité dépend du degré de fluidité de la masse.

Si l'on met en présence deux électrolytes où l'équilibre chimique tend à la formation, au sein du mélange, de solutions élémentaires isohydriques, la dissociation des corps dissous est plus faible, comme il découle de la théorie et d'expériences telles que celles de Hoffmeister, qui compara la conductivité de solutions de $AgNO_3$ et de $AgNO_3 + HNO_3$. Il s'ensuit une diminution de la conductivité. En deuxième lieu, la conductivité varie aussi par suite de la constitution nouvelle du milieu. Ainsi KCl est certainement plus dissociable dans l'eau que dans ce même dissolvant additionné d'acide acétique. Enfin, troisième facteur à considérer : l'obstacle à la migration des ions qui se modifie et se répercute sur la valeur de la conductivité.

La quantité dont diminue la conductivité du mélange, exprimée en *pour-cent* de la conductivité du corps dissous en premier lieu, peut, d'après Roth, s'exprimer ainsi :

$$\delta = \frac{[100(\mu'_1 + \mu'_2) - \mu_\theta \,\text{obs.}]}{\alpha_1},$$

en admettant avec Arrhenius (2), pour μ_θ calculée, la somme des conductivités des constituants, chacun de ceux-ci étant supposé occuper tout le volume de la solution complexe.

Par mole du corps ajouté, cela fait :

$$\frac{\delta}{n_2}.$$

Roth calcula la valeur de δ pour des solutions de NaBr et de KCl mélangées à de l'acide acétique. Il la trouva constante et égale à 9.45 aussi longtemps que n ne dépassa pas 1 mole. La conductivité d'un mélange d'acétate de sodium et d'acide acétique se laisserait calculer, au moyen de la formule ci-dessus, jusque vers la même limite de concentration.

Wolf décomposa en ses trois facteurs l'excès de la valeur de μ_θ calculée sur celle de μ_θ observée en mélangeant de petites quantités d'électrolytes très dissociables à des quantités très fortes d'électrolytes qui le sont beaucoup moins ou d'anélectrolytes. Il constata que la différence en question est due plus à la diminution de vitesse des ions dans le mélange qu'à la rétrogradation de la dissociation. Quant à l'influence de la formation, au sein de la solution complexe, de solutions composantes isohydriques, elle paraît être très variable.

⁂

Dans l'équation de Mc Gregor pour le calcul de la valeur de μ_θ, il n'est pas tenu compte de la plus grande difficulté de migration des ions à travers la solution complexe. On vient de voir pourtant que ce n'est pas un facteur négligeable. Il s'ensuit que ce procédé de calcul ne convient pas à tous les cas. Très exact en ce qui concerne les mélanges d'électrolytes très dissociables, comme le montrent d'ailleurs les résultats obtenus par Mc Gregor et par ses élèves, il doit donner lieu à des erreurs plus ou moins importantes quand il s'agit de substances peu dissociables, et si la différence ne se constate pas pour de tels corps sous de grandes dilutions, elle doit, certes, être évidente pour des concentrations relativement faibles encore.

C'est ce qui résulte des expériences de Wolf, comme aussi de celles de Roth, qui étudia plus spécialement l'influence de l'alcool sur la conductivité de solutions de KCl, et de celles de Wakemann, qui détermina la conductivité de l'acide acétique en présence de petites quantités d'électrolytes.

Mc Gregor a cherché à expliquer l'écart qui existe, pour ses solutions concentrées, entre μ_θ calculée et μ_θ expérimentale en tenant précisément compte des vitesses des ions. Une fois il suppose que ces vitesses, pour chaque électrolyte du mélange, sont les mêmes que celles qui caractérisent une solution simple d'une concentration égale à la concentration moyenne du mélange. Une autre fois, il admet que les vitesses des ions de chaque électolyte, dans la région occupée par l'autre, sont les mêmes que celles existant dans une solution simple du premier, sous une dilution égale à celle du second.

A défaut de données précises permettant de calculer l'effet du mélange sur les vitesses de migration, ces deux hypothèses semblent assez plausibles. Le procédé graphique de détermination des α' donnant la dilution de chaque électrolyte, les vitesses des ions peuvent être déterminées au moyen des tables de Kohlrausch (1).

Dans les deux cas, les résultats obtenus concordent mieux avec la réalité. L'erreur est la plus petite dans la deuxième hypothèse.

B. — Méthode de Schrader.

Si l'on admet que la conductivité d'un mélange peut s'exprimer par la somme des conductivités partielles, on obtient :

$$\mu_\theta = \alpha'_1 n_1 \mu_{\infty 1} + \alpha'_2 n_2 \mu_{\infty 2},$$

ce qui peut encore s'écrire :

$$\mu_\theta = \alpha'_1 n_1 \mu_{\infty 1} \left(1 + \frac{\alpha'_2 n_2 \mu_{\infty 2}}{\alpha'_1 n_1 \mu_{\infty 1}}\right).$$

On a de même :

$$\mu_\theta = \alpha'_2 n_2 \mu_{\infty 2} \left(1 + \frac{\alpha'_1 n_1 \mu_{\infty 1}}{\alpha'_2 n_2 \mu_{\infty 2}}\right).$$

Partant de là et combinant des observations de conductivité et d'électrolyse, Schrader a essayé de déterminer les α' d'un mélange de deux électrolytes avec un ion identique.

$\alpha'_1 n_1$ et $\alpha'_2 n_2$ étant les nombres d'équivalents-grammes dissociés par unité de volume, $\mu_{\infty 1}$ et $\mu_{\infty 2}$ pouvant, d'autre part, être considérées comme représentant les sommes des vitesses des ions dans les deux solutions respectives,

$$\frac{\alpha'_2 n_2 \mu_{\infty 2}}{\alpha'_1 n_1 \mu_{\infty 1}}$$

exprime le rapport entre les quantités d'ions-grammes des deux électrolytes libérés aux électrodes.

Ce rapport, que nous représentons par x, Schrader le détermine par l'électrolyse. Dès lors

$$\alpha'_1 = \frac{\mu_\theta}{n_1 \mu_{\infty 1} (1 + x)},$$

$$\alpha'_2 = \frac{\mu_\theta . x}{n_2 \mu_{\infty 2} (1 + x)}.$$

Cette méthode est nécessairement entachée des erreurs inhérentes aux observations d'électrolyse. On ne peut donc pas s'attendre à ce qu'elle donne des résultats exacts. Schrader n'a d'ailleurs pas contrôlé les valeurs qu'il détermina pour les α', mais une comparaison de ses chiffres avec ceux de Mc Gregor (4, 5), pour le cas de solutions de KI + KCl, montre qu'il y a entre les deux séries des différences très notables et atteignant même 10 %.

C. — **Méthode de Kay.**

Cet auteur admet, avec Arrhenius (1), que les coefficients α' de deux corps mélangés dissous sont les mêmes que ceux de solutions simples d'une concentration égale à la concentration totale de la solution complexe.

Ceci pris pour base, Kay recourt à deux procédés :

a) Il calcule la concentration en ions de la solution complexe en partant de l'un des composants considéré sous la concentration totale. Cette concentration en ions est considérée comme étant aussi celle des constituants et sert à calculer α'. Le résultat obtenu en partant du deuxième corps sert de contrôle au premier ;

b) Au moyen de courbes dont les ordonnées sont les coefficients de dissociation de solutions simples et les abscisses les concentrations en ions de ces mêmes solutions, il détermine les coefficients d'ionisation correspondant, pour chaque électrolyte, à la concentration en ions qui a servi dans le premier procédé.

Lorsqu'il s'agit d'électrolytes avec un ion identique (Kay opéra chaque fois avec H_2SO_4 et un sulfate neutre), la variation de la dissociation avec la dilution est sensiblement la même pour les deux substances. On peut donc s'attendre à ce que cette méthode mène à des résultats assez rapprochés de la réalité.

Mc Gregor l'a essayée sur des solutions de $SO_4Zn + SO_4K_2$ et a constaté une concordance très satisfaisante entre les chiffres obtenus et ceux fournis par sa propre méthode. Et là où une différence sensible existe, elle est la moins prononcée pour le procédé *b* qui se rapproche d'ailleurs le plus de la méthode de contrôle.

La méthode de Kay est certes plus expéditive que celle de Mc Gregor, et elle mériterait un contrôle plus étendu afin de s'assurer jusqu'à quel point elle peut être regardée comme générale. *A priori*, on peut pourtant lui faire le même reproche qu'à celle de Mc Gregor : celui de ne pas tenir compte de la vitesse de migration des ions et, conséquemment, de ne pas convenir avec le même degré d'approximation à des solutions concentrées d'une part, à des substances peu dissociables de l'autre.

Dans ces limites, et si les données dont on dispose ne suffisent pas à une détermination précise des coefficients de dissociation, ou s'il ne s'agit d'obtenir que des valeurs approchées, la méthode de Kay doit, semble-t-il, suffire. Au contraire, tout porte à croire que dans les cas où l'on veut obtenir des valeurs aussi exactes que possible et où l'on dispose à cet effet des données nécessaires et suffisamment précises elles-mêmes, la méthode de Mc Gregor, quoique plus longue, doit mériter la préférence — bien entendu, en tenant compte de la restriction connue : dilution suffisante des solutions, surtout s'il entre dans le mélange un corps peu dissociable. Cette méthode se trouve d'ailleurs, dans les conditions indiquées, contrôlée par l'expérience en ce qui concerne non seulement la conductivité électrique (*), mais encore l'électrolyse (**) et la cryoscopie (***) des solutions complexes, ainsi que la détermination de leurs constantes physiques telles que densité, viscosité, tension superficielle, indice de réfraction (IV).

(*) Mac Gregor (1, 2), Mac Gregor et Archibald (1, 2), Archibald (1, 2), Barnes (1), Mac Kay (1, 2).

(**) Mac Gregor (6).

(***) Mac Gregor (7), Archibald (3), Barnes (2, 3), Hebbe.

(IV) Mac Gregor (3).

CHAPITRE III.

LA PRESSION OSMOTIQUE DES MÉLANGES DISSOUS.

A. — Détermination théorique de la pression.

1. ÉQUATION FONDAMENTALE CONCERNANT LA PRESSION OSMOTIQUE DES SOLUTIONS.

a) *Pressions évaluées en atmosphères.* — Sous volume constant, la pression d'un corps dissous, comme celle d'une masse gazeuse, augmente avec la température, d'après la loi de Gay-Lussac, à raison de $\frac{1}{273}$ par degré, de sorte que

$$P_t = P_0 \left(1 + \frac{1}{273} t\right),$$

si P_t et P_0 sont les pressions à $t°$ et à une température quelconque 0° prise comme point de départ.

D'un autre côté, sous pression constante P_0, le volume d'une substance dissoute, comme celui d'une masse gazeuse, augmente aussi de $\frac{1}{273}$ par degré :

$$v_t = v_0 \left(1 + \frac{1}{273} t\right).$$

Le produit

$$P_0 v_0 \left(1 + \frac{1}{273} t\right)$$

est, suivant la loi de Boyle-Mariotte, une constante K_t caractéristique pour la température $t°$.

Si donc, à cette température t°, on fait varier la pression et le volume de façon qu'ils deviennent respectivement P et v, le produit Pv sera encore égal à K_t, de sorte que

$$Pv = P_0 v_0 \left(1 + \frac{1}{273} t\right),$$

ou

$$Pv = \frac{P_0 v_0}{273} (273 + t),$$

ou encore

$$Pv = \frac{P_0 v_0}{273} T,$$

T étant la température *absolue.*

La quantité

$$\frac{P_0 v_0}{273}$$

est constante pour tous les corps en solution, comme pour tous les gaz.

Suivant l'hypothèse d'Avogadro, les masses gazeuses qui, à la même température et sous la même pression, occupent un même volume, sont entre elles comme leurs poids moléculaires. Il s'ensuit que des moles de gaz quelconques, maintenues à 0° et sous la pression de 760 millimètres de mercure, occupent toutes un même volume. Celui-ci est de $22^l 42$.

La constante

$$\frac{P_0 v_0}{273}$$

vaut donc, pour une mole et sous la pression d'une atmosphère,

$$\frac{1 \times 22{,}42}{273} = 0{,}08212 = R.$$

Cette même constante R détermine aussi la valeur de la pression (ou du volume) de quantités équimoléculaires de substances dissoutes. C'est ce que montra van 't Hoff en s'appuyant sur des données expérimentales de Pfeffer.

Soit une solution de saccharose à 1 °/o et à la température 273° absolus.

Le volume occupé par une mole de saccharose est, dans ces conditions, $34^{l}2$.

Or l'expérience donne, pour une telle solution, dans les conditions indiquées, une pression de $49^{\mathrm{cm}}3$ de mercure, soit 0.65 atmosphère. Donc :

$$Pv = xT = 0{,}65 \times 34{,}2,$$

d'où

$$x = \frac{0{,}65 \times 34{,}2}{273} = 0{,}0814 = R.$$

En tenant compte des erreurs d'expérimentation, il peut donc être admis que la constante R est la même pour les corps dissous que pour les gaz.

b) *Pressions évaluées en myriotonies* $\overset{\tau}{M}$. — Si, au lieu de prendre comme unité de pression l'arbitraire « pression atmosphérique », nous adoptons la myriotonie proposée par Errera, c'est-à-dire la pression de 10,000 dynes par centimètre carré de surface et qui vaut :

$$\overset{\tau}{M} = \frac{1}{101{,}3256} \text{ atmosphère},$$

l'équation ci-dessus devient :

$$P_{\overset{\tau}{M}} \cdot \frac{1}{101{,}3259} \cdot v = 0{,}08212\ T,$$

d'où

$$P_{\overset{\tau}{M}}\, v = 0{,}08212 \times 101{,}3256\ T,$$

ou

$$P_{\overset{\tau}{\mathrm{M}}}\, v = 8{,}32\ \mathrm{T}.$$

Dans ce système, la constante R vaut donc 8.32.

En vertu de ce qui vient d'être dit, si l'on dissout, à 0°, diverses substances à raison d'une mole par $22^{\mathrm{l}}42$ de solution, toutes devraient exercer une pression d'une atmosphère ou de 101.3256 $\overset{\tau}{\mathrm{M}}$. Dissoutes à raison d'une mole par litre, elles devraient exercer 22.42 atmosphères ou 101.3256 × 22.42 $\overset{\tau}{\mathrm{M}}$.

Inversement, si l'on part de solutions isotoniques, les quantités dissoutes devraient être entre elles comme les poids moléculaires.

Tout cela est théorique, car en réalité la pression ne peut être normale que si le corps n'est pas dissocié. Ce serait le cas pour des anélectrolytes parfaits. Avons-nous, au contraire, affaire à des électrolytes, les ions, dans la pression osmotique, jouent le même rôle que les molécules non dissociées; or une molécule, en se dissociant, donne au moins deux ions. Et puisque la dissociation est d'autant plus importante que les solutions sont moins concentrées, ce sont aussi les solutions les plus diluées dont la pression réelle s'écarte le plus de la pression théorique.

Supposons n moles dissoutes dont une fraction α (donc αn moles) ont subi la dissociation pour donner $m\alpha n$ ions, m étant le nombre d'ions qui composent la molécule. La quantité de molécules non ionisées est $(1 - \alpha)n$. La pression est donc due à

$$(1 - \alpha)n + m\alpha n$$

particules actives, et elle est

$$\frac{(1 - \alpha)n + m\alpha n}{n}$$

fois plus forte que la pression théorique.

Si l'expérience osmotique montre que la pression est i fois trop forte, nous pouvons écrire :

$$i = \frac{(1-\alpha)n + m\alpha n}{n} = 1 + (m-1)\alpha.$$

L'équation concernant la pression d'un corps dissous se complète, par conséquent, dans ce sens :

$$Pv = RTi = RT[1 + (m-1)\alpha],$$

P étant la pression,
v le volume occupé par une mole,
R la constante 8.32 si P est exprimé en $\overset{\tau}{\mathrm{M}}$ et en v litres,
m le nombre d'ions résultant de la dissociation d'une molécule,
α le coefficient de dissociation à la dilution considérée.

Par cette relation, Errera a calculé le volume que doit occuper une mole de KNO_3 pour exercer, à 18°, une pression de 1 $\overset{\tau}{\mathrm{M}}$:

$$v = 8{,}32\,(273 + 18)\,1{,}986 = 4810 \text{ litres.}$$

2. Expression traduisant la valeur de la pression osmotique d'un mélange dissous. Loi de Dalton appliquée aux pressions osmotiques. — Si nous admettons, comme au début de ce travail, que dans une solution de plusieurs substances, les parties non dissociées et les produits de dissociation d'un même corps peuvent être regardés comme occupant une portion déterminée du volume total, nous pouvons appliquer à la détermination théorique de la pression osmotique d'une solution complexe, le même raisonnement que celui que nous suivions pour trouver la valeur de sa conductivité électrique.

Représentons, comme auparavant, par
v_1 et v_2 les volumes respectifs de deux solutions à mélanger,
v'_1 et v'_2 les portions respectives du volume total occupées par les deux corps mélangés dissous,
$p(v_1 + v_2) = v'_1 + v'_2$ le volume total après le mélange,

α'_1 et α'_2 les coefficients de dissociation qui caractérisent les substances *dans* la solution complexe,
n_1 et n_2 les nombres de moles dissoutes,
m_1 et m_2 les nombres d'ions résultant de la décomposition électrolytique des molécules.

Le volume occupé par une mole, dans chacune des portions v'_1 et v'_2 du volume total, peut se représenter ainsi :

$$\frac{v'_1}{n_1}, \quad \frac{v'_2}{n_2}.$$

Si P'_1 et P'_2 (*) sont maintenant les pressions des deux solutions élémentaires *dans* le mélange, elles ont respectivement pour valeur :

$$P'_1 = \frac{n_1}{v'_1}RT[1 + (m_1 - 1)\alpha'_1],$$

$$P'_2 = \frac{n_2}{v'_2}RT[1 + (m_2 - 1)\alpha'_2].$$

Quant à la pression totale P_θ, elle est égale à la moyenne arithmétique de ces deux pressions élémentaires :

$$P_\theta = \frac{RT}{p(v'_1 + v'_2)}n_1[1 + (m_1 - 1)\alpha'_1] + n_2[1 + (m_2 - 1)\alpha'_2]$$

ou, d'une façon toute générale,

$$P_\theta = \frac{P'_1v'_1}{v'_1 + v'_2 + \cdots} + \frac{P'_2v'_2}{v'_1 + v'_2 + \cdots} + \cdots = \frac{\Sigma P'v'}{\Sigma v'}.$$

C'est la loi de Dalton sur la pression des mélanges de gaz appliquée à la pression des mélanges de substances dissoutes, mais à la

---

(*) Les quantités marquées ′ sont encore toujours celles qui ont pu subir une modification *dans* le mélange.

condition expresse de considérer comme solutions élémentaires celles qui existent *dans* la solution complexe, avec les modifications qui peuvent y survenir par suite même du mélange, notamment dans le degré de dissociation des corps et leur volume à l'état dissous.

Pour les anélectrolytes parfaits, l'ionisation serait nulle et l'équation qui donnerait la valeur de la pression d'un mélange de tels corps dissous se simplifierait dans ce sens :

$$P_\theta = \frac{RT}{p(v_1 + v_2)} n_1 + n_2,$$

de sorte qu'on pourrait traduire comme suit la pression d'un mélange dissous constitué par un électrolyte et un anélectrolyte vrai :

$$P_\theta = \frac{RT}{v'_{\text{él}} + v'_{\text{an}}} n_{\text{él}}[1 + (m - 1)\alpha'] + n_{\text{an}}.$$

Si les solutions initiales sont isohydriques, ni les volumes, ni les degrés de dissociation ne subissent de changement dans le mélange. La pression de telles solutions mélangées devient :

$$P_\theta = \frac{RT}{v_1 + v_2} n_1[1 + (m_1 - 1)\alpha_1] + n_2[1 + (m_2 - 1)\alpha_2].$$

Dans ce cas, la pression finale est exactement la moyenne arithmétique des pressions initiales. Le rapport serait le même dans le cas d'un mélange d'anélectrolytes parfaits qui n'aurait subi aucune contraction.

Au point de vue de la pression, les solutions isohydriques sont donc encore « correspondantes ». Et s'il est possible de partir de solutions isohydriques et isotoniques *à la fois*, la solution complexe doit être, par le fait même, isotonique avec les solutions initiales.

3. « SOLUTIONS ISOHYDRIQUES » ET « SOLUTIONS ISOTONIQUES ». — Quelle est la condition que doivent remplir deux solutions pour qu'elles soient à la fois isohydriques et isotoniques? C'est qu'elles aient non seulement la même concentration en ions communs, mais encore que le total des éléments actifs dans la pression (ions communs, ions non communs et molécules non dissociées) soit le même par unité de volume. Mais les concentrations en ions communs étant supposées égales, la somme des deux autres facteurs de la pression doit être identique de part et d'autre.

Supposons deux électrolytes en solution, avec un ion identique : $P_{m1}\,Q_{r1}$ et $P_{m2}\,Q_{r2}$.

Pour qu'elles soient isohydriques, il faut que

$$\frac{m_1\alpha_1 n_1}{v_1} = \frac{m_2\alpha_2 n_2}{v_2}. \tag{1}$$

Pour qu'elles soient isotoniques, il faut, d'autre part, que

$$\frac{\mathrm{RT}n_1[1 + (m_1 + r_1 - 1)\alpha_1]}{v_1} = \frac{\mathrm{RT}n_2[1 + (m_2 + r_2 - 1)\alpha_2]}{v_2}$$

ou que

$$\frac{n_1 + m_1\alpha_1 n_1 + r_1\alpha_1 n_1 - \alpha_1 n_1}{v_1} = \frac{n_2 + m_2\alpha_2 n_2 + r_2\alpha_2 n_2 - \alpha_2 n_2}{v_2}. \tag{2}$$

Mais

$$\frac{m_1\alpha_1 n_1}{v_1} \text{ et } \frac{m_2\alpha_2 n_2}{v_2}$$

sont les concentrations en ions supposées identiques. Pour que les solutions soient donc isotoniques, il faut que

$$\frac{n_1 - \alpha_1 n_1 + r_1\alpha_1 n_1}{v_1} = \frac{n_2 - \alpha_2 n_2 + r_2\alpha_2 n_2}{v_2}. \tag{3}$$

Dans cette équation,

$$\frac{n - \alpha n}{v}$$

exprime, de part et d'autre, la concentration en molécules non dissociées, et

$$\frac{ran}{v}$$

la concentration en ions non identiques.

Le problème se pose à présent comme suit : quand deux solutions satisfont-elles à la fois aux conditions (1) et (3)?

Sans chercher à savoir quelles sont, le cas échéant, les différentes solutions que ce problème comporte, nous pouvons, pour le moins, assurer que les deux conditions seront satisfaites si, dans l'équation (2), chaque terme du premier membre est égal au terme correspondant du second.

Cela revient à dire que deux solutions qui, dans des volumes égaux, renferment des quantités équimoléculaires de corps chimiquement analogues contenant un même ion et dont les coefficients de dissociation sont identiques à la dilution considérée, sont à la fois isohydriques et isotoniques.

S'il est permis d'admettre, avec Nernst (p. 359), que les sels constitués de radicaux univalents sont, en solutions équivalentes, également dissociés, nous pouvons, par exemple, considérer comme isohydriques et isotoniques à la fois, des solutions équimoléculaires de KCl, NaCl, KNO_3, $NaNO_3$, $LiNO_3$. Nous savons, en effet, par les travaux de de Vries, que les corps de même structure chimique ont un même « coefficient isotonique », celui-ci n'étant, en réalité, autre chose que le coefficient

$$i = [1 + (m - 1)\alpha].$$

Les recherches d'Ostwald, citées page 163, conduisent à la même conclusion. Lorsque deux substances de constitution analogue se trouvent mélangées dans un même dissolvant, celui-ci se partage entre elles d'après les nombres de molécules présentes. Il s'ensuit que si, sous un même volume, les solutions simples renferment un même nombre de molécules, chacune conservera, dans la portion qu'elle occupera dans le mélange, sa quantité propre de dissolvant. Les solutions élémentaires sont donc isotoniques. De plus, chaque corps dissous gardant son volume et son degré de dissociation, les deux solutions sont aussi isohydriques.

4. Pression réelle et moyenne des pressions initiales. — Dans le cas de solutions initiales non isohydriques, la différence entre ces deux pressions peut être due, en partie, au changement de volume occasionné par la contraction. $p(v_1 + v_2)$ étant plus petit que $v_1 + v_2$, il s'ensuit que la modification subie par le volume tend à augmenter la pression — mais cela dans une mesure très faible et d'autant plus minime que les solutions sont moins concentrées. Cette contraction étant très souvent négligeable, la différence de pression résultant de ce facteur peut être, dans ces cas, regardée, elle aussi, comme ne devant pas entrer en ligne de compte.

Un deuxième facteur à considérer est le changement qui s'est produit dans le degré de dissociation des corps lors du mélange de leurs solutions. Nous pourrions répéter ici le raisonnement tenu page 179 à propos de la conductivité électrique, et montrer que la différence entre la moyenne des pressions initiales et la pression réelle ne s'annule que si : 1° les solutions sont infiniment diluées, puisque alors α et α' deviennent égaux à 1 ; 2° les solutions primitives sont isohydriques, car dans ce cas $\alpha - \alpha'$ devient égal à 0; 3° les effets dus aux variations subies par l'ionisation s'annulent.

5. Remarques sur l'expression traduisant la valeur de la pression d'un mélange dissous. — Dans les expressions qui précèdent, toutes les quantités sont connues ou déterminables comme il a été montré.

S'agit-il plus spécialement de substances qui n'ont pas d'ion identique, il se produit, par voie de double décomposition, des corps nouveaux dont chacun se dissocie pour son compte dans la masse totale et se conduit comme les corps dont ils proviennent. Tout ce qui vient d'être dit leur est applicable. Nous savons comment, en s'appuyant sur les données d'Arrhenius, il est possible, en partant de quatre solutions simples isohydriques et en choisissant convenablement les volumes à mélanger, de composer une solution répondant en tous points à une solution de deux substances et de leurs produits de double décomposition. On connaît dès lors le volume, invariable, occupé par chaque corps dans la masse totale, ainsi que son coefficient d'ionisation, invariable aussi, dans le mélange.

Aucune des expressions employées ne contient le facteur μ_∞. La conductivité spécifique des solutions élémentaires ou de la solution finale n'entre pas non plus en ligne de compte. Nous n'aurons donc pas à tenir compte, dans le calcul de P_θ, des modifications que peut subir la vitesse de migration des ions par suite du mélange, ni du *degré* de concentration des mélanges, ni de la facilité plus ou moins grande avec laquelle les substances se dissocient, autant de facteurs qui, nous l'avons vu, ont leur importance dans la détermination exacte de la conductivité électrique.

Deux ordres de variables seulement sont à considérer ici : le volume total après le mélange : $p(v_1 + v_2)$, et les coefficients de dissociation α' des substances *dans* la solution complexe.

Ces coefficients α' dépendent uniquement, à température déterminée, de la dilution (p. 170) ; leur valeur influe sur la conductivité de la solution, mais elle ne dépend pas de celle-ci.

Pour résoudre les équations qui donnent les valeurs P_θ, il suffira donc, d'une part, de déterminer le rapport p qui existe entre le volume final et la somme des volumes des solutions initiales ; d'autre part, les coefficients d'ionisation α'.

p est égal au rapport qui existe entre la densité moyenne des solutions initiales et la densité de la solution complexe. La détermination de ces densités se fait de préférence au moyen d'un pycnomètre, celui de Sprengel modifié par Ostwald, par exemple. On peut aussi, parfois, recourir aux données de certains travaux tels que le mémoire de Kremers sur la contraction subie par des mélanges de solutions salines.

Pour ce qui est de la détermination des α', nous renvoyons à ce qui en a été dit aux pages 169 et suivantes.

B. — Contrôle physiologique de la méthode théorique de détermination de la pression.

1. La méthode plasmolytique.

a) *Conditions auxquelles elle doit satisfaire.* — Quant au contrôle de la méthode théorique de calcul de P_θ, on peut recourir à la détermination des pressions au moyen des parois semi-perméables de Pfeffer, mais c'est là un procédé beaucoup trop long lorsqu'il s'agit d'expérimenter sur un grand nombre de solutions.

Bien plus expéditive est la méthode plasmolytique qui consiste à déterminer la pression exercée par une solution au moyen de cellules végétales dont le suc exerce une pression connue. Disons de suite que cette méthode ne convient pourtant qu'aux solutions de corps qui n'exercent sur la cellule aucune action nuisible, afin que le protoplasme garde pendant toute la durée de l'expérience sa semi-perméabilité.

Dans ces conditions, la pression osmotique de la cellule peut être regardée comme étant comprise entre la pression de la solution, de composition quelconque, qui provoque un tout premier début de plasmolyse et celle de la solution, immédiatement inférieure en concentration, qui ne plasmolyse pas encore. Il va de soi que l'approximation est d'autant plus grande que la différence qui existe entre les pressions des solutions considérées est plus faible.

Mais les pressions à déterminer peuvent être comprises entre des limites très éloignées, et nous savons que le pouvoir osmotique des cellules végétales normales oscille, au contraire, entre des limites assez rapprochées. Si donc on n'employait, en vue des déterminations de P_θ, que des cellules normales, le champ d'expérimentation serait forcément restreint. De plus, assez rares sont les cellules qui se prêtent à des recherches osmotiques suffisamment précises. C'est qu'en effet une cellule sphérique ou cylindrique, par exemple, ne sera pas plasmolysée du tout dans une solution qui provoque déjà un léger retrait du protoplasme dans une cellule polyédrique de même pouvoir osmotique normal. Dans les premières, la plasmolyse, même la plus faible, se partage également, soit sur toute la surface du protoplasme, soit, tout au moins, sur une grande partie de celui-ci, tandis que dans la cellule polyédrique, un tout premier commencement du phénomène ne se manifeste qu'en l'un des coins de la membrane.

Pour ces différentes raisons, et aussi pour rendre les résultats aussi comparables que possible, il est recommandable de s'adresser, pour toutes les expériences, à une même espèce de cellules polyédriques provenant, autant que possible, toujours du même végétal et, autant que faire se peut, du même organe.

Les cellules qui nous paraissent le mieux remplir les conditions requises sont celles de l'épiderme inférieur des feuilles de *Trandescantia discolor*. Le suc rouge de ces feuilles permet, en outre, de mieux observer la plasmolyse.

Mais des cellules à pouvoir osmotique ainsi constant peuvent tout au plus servir à montrer si une solution exerce la même pression que son suc, auquel cas elle subira un début de plasmolyse; ou si la solution considérée exerce une pression plus forte, car alors le degré de plasmolyse sera plus fort; ou bien encore si la pression à déterminer est plus faible, la cellule gardant ici son aspect normal.

Dans les deux derniers cas, rien ne nous dit quelle peut être la pression, même approximative, de la solution.

Nous disposons heureusement d'un moyen qui permet de tourner la difficulté, tout en continuant à nous servir des mêmes cellules de *Trandescantia*.

Nous avons montré ailleurs (V. R.) que les cellules qui séjournent dans des solutions de concentrations diverses, réagissent à ces concentrations en modifiant graduellement leur pouvoir osmotique qui finit par atteindre une valeur définitive dépendant, dans chaque cas, de la concentration, et constante aussi longtemps que le milieu ambiant ne subit pas de changement; qu'en outre, la pression cellulaire augmente ou diminue selon que la solution est plus ou moins osmotique qu'une solution déterminée à pression un peu inférieure au pouvoir osmotique normal de la cellule.

Il y a moyen de déterminer très approximativement, toujours par la même méthode plasmolytique, le pouvoir osmotique définitif acquis par les cellules ainsi adaptées, de même qu'il est possible d'évaluer, à un moment quelconque, la valeur déjà acquise par la pression de la cellule au cours de son accommodation au nouveau milieu. Il suffit pour cela de recourir à une série de solutions issues, de préférence par voie de dilutions successives, d'une même solution-type et exerçant des pressions exactement calculées; de chercher ensuite sous le microscope quelle est celle de ces solutions qui provoque dans la cellule un début de plasmolyse.

La différence entre les solutions successives — nous l'avons déjà dit — doit être aussi petite que possible, car plus elle est minime, plus précise est évidemment l'évaluation de la pression cellulaire.

Les cellules ainsi adaptées à de nouveaux milieux, ou occupées à s'y adapter, peuvent naturellement servir à déterminer la pression de solutions données. Il suffit pour cela de rechercher quelles sont les cellules, à pressions préalablement déterminées par voie plasmolytique, dont les sucs leur sont isotoniques.

Les courbes de la figure 2, page 211, donnent les pressions définitives, y, acquises par les cellules de l'épiderme foliaire de *Tradescantia* dans des solutions exerçant une excitation osmotique x, 1° de sels quelconques (courbe 1); 2° de saccharose (courbe 2); 3° de glycose (courbe 3) (*).

b) *Degré de précision de la méthode.* — Nous prenons comme unité de pression la $\overset{\tau}{M}$ proposée par Errera.

Des expériences préliminaires montrent que la différence entre

---

(*) Ces courbes sont extraites de notre travail déjà cité (V. R.) où nous faisons usage, comme unité de pression, du pouvoir osmotique de $^1/_{1000}$ mole KNO_3 par litre, que nous désignons par *is*. Cette unité est approximativement cinq fois plus forte que l'unité adoptée ici. C'est donc par ce facteur 5 qu'il faut multiplier les *is* pour exprimer les pressions correspondantes en $\overset{\tau}{M}$.

les degrés successifs de la plasmolyse débutante des cellules de *Tradescantia* ne devient perceptible que pour des différences de pressions extérieures de 10 $\bar{M}$ (environ un dixième d'atmosphère) à la température de 18°, ce qui est précisément la pression exercée, à cette température, par une solution de 0.002 mole KNO_3 par litre. Nous avons, en effet (Errera, p. 204) :

$$Pv = RTi,$$

$$v = \frac{RTi}{P}$$

Pour la concentration *c*, nous obtenons :

$$c = \frac{1}{v} = \frac{P}{RTi},$$

$$ci = \frac{10}{RT} = \frac{10}{8,32 \times 291} = 0,00413,$$

d'où

$$i = 1,97$$

et

$$c = \frac{0,00413}{1,97} = 0,002.$$

Il suit de là que pour déterminer d'une façon aussi précise que possible le pouvoir osmotique de cellules de *Tradescantia* normales ou adaptées à certaines concentrations, nous ferons usage de solutions de KNO_3 différant successivement, en concentration, de 0.002 mole par litre et, en pression, très approximativement de 10 $\bar{M}$.

En opérant comme il vient d'être dit, nous avons déterminé comme limites extrêmes des pressions qui peuvent régner dans nos cellules de *Tradescantia* adaptées aux différents milieux : 358 $\bar{M}$ et 1200 $\bar{M}$. C'est dire que nous pouvons, au moyen de ces cellules, évaluer des pressions variant entre ces valeurs.

c) *Résumé de la méthode physiologique.* — On aura déjà suffisamment entrevu la marche à suivre dans la détermination de la pression d'un mélange dissous. En principe, il s'agit de trouver une solution simple isotonique avec la solution complexe, les deux plasmolysant exactement au même degré une même cellule de *Tradescantia* de pression préalablement déterminée, ou plutôt plasmolysant au même degré des cellules aussi identiques que possible comme forme et grandeur, mais tout à fait identiques quant à la pression normale du suc.

Pour l'application de cette méthode, il faut avoir constamment sous la main des cellules de *Tradescantia* adaptées à des concentrations diverses ou occupées à s'y adapter, de façon à disposer sans cesse de cellules capables de nous renseigner sur la valeur de la pression des solutions complexes à étudier.

En fait de solutions, il faut :

1° celles, de natures diverses, qui, par leur mélange, formeront les solutions complexes;

2° celles servant à modifier, par adaptation, le pouvoir osmotiques des celules de *Tradescantia ;* nous employions, dans ce but, des solutions de KNO_3 différant successivement entre elles, en concentration, de 0 01 mole par litre (environ 50 $\overset{\tau}{M}$ de pression);

3° celles servant à l'évaluation du pouvoir osmotique cellulaire; elles étaient encore formées de KNO_3 et différaient entre elles, en concentration, de 0.002 mole par litre (10 $\overset{\tau}{M}$ de pression).

Toutes les solutions résultaient, de préference, de la dilution de solutions-types contenant 1 mole de substance par litre.

Les pressions extrêmes dont les cellules de *Tradescantia* non plasmolysées peuvent être le siège étant 358 et 1200 $\overset{\tau}{M}$, c'est évidemment entre ces limites que varient les pressions de toutes les solutions.

Il est à peine nécessaire d'ajouter que les corps employés à la composition des solutions doivent être aussi purs que possible. Nous les prenions de la firme Merck et tous furent recristallisés une ou deux fois avant l'emploi.

Nous distillions aussi à nouveau l'eau distillée du commerce, suivant le procédé de Hulett, un peu modifié et tel qu'il est recommandé par Mc Gregor : appareil en cuivre étamé intérieurement et liquide additionné de KOH à raison de 1 gramme par litre. Dans ces conditions, la conductivité de l'eau devient encore sensiblement inférieure à ce qu'elle est normalement.

Toutes les expériences ont été faites à une température uniforme et constante de 18° C.

d) *Exemple de détermination de la pression d'un mélange dissous.* — Supposons qu'il s'agisse de rechercher la pression exercée par un mélange de $0^{l}1$ d'une solution de 0.2 mole NaCl par litre et de $0^{l}1$ d'une solution de 0.2 mole KCl dans le même volume.

Comme il a été démontré, cette pression peut s'exprimer ainsi :

$$P_\theta = \frac{RT}{p(v_1 + v_2)} n_1[1 + (m_1 - 1)\alpha'_1] + n_2[1 + (m_2 - 1)\alpha'_2].$$

Déterminons d'abord le volume final $p(v_1 + v_2)$ en recourant aux densités des solutions initiales et de la solution complexe. Des mesures pycnométriques nous donnent :

densité de la solution de NaCl : 1.0084;
densité de la solution de KCl : 1.008;
densité de la solution complexe : 1.0083.

Nous déduisons de là :

$$p = \frac{\frac{1,0084 + 1,008}{2}}{1,0083} = 0,999$$

$$p(v_1 + v_2) = 0,999\,(0,1 + 0,1) = 0,1998$$

$$\frac{RT}{p(v_1 + v_2)} = \frac{8,32(273 + 18)}{0,1998} = 12106,8,$$

m, qui exprime le nombre d'ions résultant de la dissociation d'une molécule, est, dans chaque solution élémentaire, égal à 2.

n, qui représente le nombre de moles présentes, vaut, dans chaque solution partielle, $0.2 \times 0.1 = 0.02$.

Reste à déterminer les α' d'après le procédé graphique de Mc Gregor, décrit antérieurement. Servons-nous, pour la recherche de la concentration identique en ions des deux solutions élémentaires du mélange, ainsi que des dilutions, des données concernant les solutions simples de NaCl et de KCl qui figurent dans les travaux de Mc Gregor et de ses élèves. Nous trouvons :

$$\alpha'_1 = 0{,}78,$$
$$\alpha'_2 = 0{,}79.$$

L'équation qui donne la valeur de la pression finale devient, dans le cas particulier qui nous occupe :

$$P_\theta = 12106{,}8 \left\{ 0{,}02[1 + (2 - 1)0{,}78] + 0{,}02[1 + (2 - 1)0{,}79] \right\} = 848\,\overset{-}{M}.$$

Si le pouvoir osmotique réel de la solution complexe ne répond pas à la théorie, il y a lieu de croire que la différence ne doit pas être bien forte, et c'est parmi les cellules dont le pouvoir osmotique a acquis, par adaptation, une valeur un peu en deçà comme aussi un peu au-dessus de la valeur trouvée par le calcul, qu'il faut chercher celle à pouvoir osmotique identique à la pression réelle de la solution étudiée.

Nos expériences antérieures (voir V. R., pp. 36 et suiv. et aussi fig. 2 dans le présent travail) nous montrent que la pression 848 $\overset{-}{M}$ est la pression définitive acquise par les cellules de *Tradescantia* dans une solution de KNO_3 de 100 $\overset{-}{M}$, comme aussi l'une des étapes par lesquelles passe la valeur de la pression cellulaire dans 200 $\overset{-}{M}$ KNO_3, par exemple. Ce sont donc les cellules qui séjournent dans ces solutions, ainsi que dans les voisines, qui vont nous renseigner sur la valeur réelle de la pression de la solution complexe.

Pour cela, il a fallu préalablement déterminer le pouvoir osmotique de ces différentes cellules au moyen d'une série de solutions de KNO_3.

La cellule à pouvoir osmotique définitif et les cellules à pouvoirs osmotiques transitoires qui, dans le mélange, subissent un tout premier début de plasmolyse, possèdent toutes, dans le cas présent, un pouvoir osmotique de 850 $\overset{\tau}{M}$, valeur qui concorde très bien avec celle trouvée par le calcul.

Plus exactement, la solution isotonique avec le mélange est comprise entre les deux solutions voisines dont l'une plasmolyse et l'autre pas.

Dans chaque cas, nous évaluons ainsi les pressions des solutions complexes par plusieurs cellules ayant séjourné dans des solutions différentes. De la sorte, les différents résultats se contrôlent mutuellement. En général, ils concordent d'une façon remarquable.

2. Résultats des recherches théoriques et expérimentales. — Ces résultats figurent dans le tableau suivant.

La première colonne mentionne les corps qui, par leur mélange, forment les solutions complexes. Celles-ci sont classées dans cet ordre :

solutions de deux sels avec un ion identique,
solutions de trois sels avec un ion identique,
solutions de deux substances sucrées,
solutions d'un sel et d'un sucre.

Dans les autres colonnes se trouvent mentionnés :

les concentrations des solutions simples, exprimées en fractions de mole *n* par litre ;

les volumes *v* mélangés, en fractions de litre ;

le volume total de la solution complexe ;

les pressions P exercées par les solutions initiales ;

la moyenne arithmétique de ces pressions initiales ;

la pression $P_{\theta\,\mathrm{calc.}}$ du mélange dissous, calculée d'après la méthode décrite ;

les pressions cellulaires $P_{\theta\,\mathrm{obs.}}$ résultant de l'expérience et entre lesquelles se trouve la valeur réelle de la pression exercée par le mélange.

Toutes les pressions sont exprimées en $\overset{\tau}{M}$.

Pour le calcul des pressions exercées par les mélanges de substances sucrées, nous avons supposé une absence de dissociation.

Voici les renvois bibliographiques concernant les données qui ont servi à la recherche des coefficients de dissociation des substances *dans* les mélanges, d'après la méthode de Mc Gregor :

KCl	Kohlrausch et Maltby, Mac Gregor (1, 2).
NaCl	Kohlrausch et Maltby, Mac Gregor (1, 2), Archibald (1), Mac Kay (1).
KNO_3	Kohlrausch et Maltby.
$NaNO_3$	Id.
AmCl.	Bredig, Kohlrausch et Grotrian.
Na_2SO_4	Mac Gregor et Archibald (1), Archibald (2).
K_2SO_4	Mac Gregor et Archibald (2), Archibald (1), Mac Kay (3).

Nos D'ORDRE.	CORPS.	*n*.	*v*.	VOL. FINAL.	EN $\frac{\tau}{M}$			
					P.	MOY. des P.	P_θ calc.	P_θ obs.
1	KCl NaCl	0,1 0,1	0,1 0,1	0,2	448 443	445	443	440-450
2	Id.	0 2 0,1	0,1 0,2	0,3	876 443	589	580	570-580
3	Id.	0,2 0,2	0,1 0,1	0,199	876 871	873,5	848	840-850
4	Id.	0.2 0,2	0,2 0,1	0,298	876 871	874	858	850-860
5	Id.	0,02 0,3	0,2 0 4	0,6	92 1286	888	877	870-880
6	KNO_3 KCl	0,3 0,1	0,1 0,1	0 2	1271 448	859,5	842	840-850
7	Id.	0,2 0,3	0,2 0 2	0,398	862 1309	1085	1032	1030-1040

Nos D'ORDRE.	CORPS.	*n.*	*v.*	VOL. FINAL.	EN $\bar{M}$			
					P.	MOY. des P	P_θ calc.	P_θ obs.
8	KNO_3 KCl	0,1 0,2	0,3 0,1	0,4	443 881	552	538	530–540
9	KNO_3 $NaNO_3$	0,2 0,1	0,1 0,1	0,2	862 443	652,5	639,5	630-640
10	Id.	0,1 0,3	0,2 0,2	0,398	443 1272	857,5	842	840–850
11	Id.	0,05 0,3	0,1 0,3	0,4	232 1272	1012	992	990–1000
12	KCl $AmCl$	0,1 0,1	0,1 0,1	0,2	448 448	448	448	440-450
13	$NaNO_3$ $NaCl$	0,1 0,1	0,1 0,1	0,2	443 443	443	443	440-450
14	Id.	0,1 0,2	0,1 0,3	0,4	443 871	764	748	740-750
15	Id.	0,1 0,3	0,2 0,1	0,3	443 1256	724	706	700–710
16	Id.	0,2 0,01	0,3 0,1	0,4	862 22,5	652	644	640-650
17	Na_2SO_4 K_2SO_4	0,1 0,1	0,1 0,2	0,3	576 663	634	605	600-610
18	$NaCl$ $NaNO_3$ Na_2SO_4	0,1 0,1 0,1	1,0 0,2 0,3	1,475	443 443 576	470	450	450–460
19	$NaCl$ KCl $AmCl$	0,1 0,1 0,1	1,0 0,5 0,4	1,87	443 448 448	445	432	430-440
20	$C_{12}H_{22}O_{11}$ $NaNO_3$	0,04 0,3	0,1 0,1	0,199	97 1272	684,5		660-670
21	$C_{12}H_{22}O_{11}$ KNO_3	0,1 0,05	0,2 0,2	0,398	242 232	237		220-230

Nos D'ORDRE.	CORPS.	*n*.	*v*.	VOL. FINAL.	EN $\bar{\dot{M}}$			
					P.	MOY. des P.	P_θ calc	P_θ obs.
22	$C_{12}H_{22}O_{11}$ KCl	0,1 0,2	0,1 0,1	0,2	242 881	561,5		540–550
23	$C_6H_{12}O_6$ KNO_3	0,08 0,2	0,4 0,3	0,7	193 862	480		460–470
24	Id.	0,1 0,3	0,2 0,3	0,5	242 1271	859		840–850
25	$C_6H_{12}O_6$ KCl	0,2 0,2	0,1 0,1	0,2	484 881	682,5		660–670
26	$C_6H_{12}O_6$ NaCl	0,2 0,2	0,1 0,1	0,2	484 871	677,5		650–660
27	$C_{12}H_{22}O_{11}$ NaCl	0,2 0,2	0,1 0,1	0,2	484 871	677,5		640–650

3. DISCUSSION DES RÉSULTATS ET RECHERCHES COMPLÉMENTAIRES SUR LA CONSTITUTION DES SOLUTIONS SUCRÉES. — Il ressort des expériences sur les solutions exclusivement salines, qu'il existe une concordance aussi satisfaisante que possible entre les pressions calculées et celles données par l'expérience, ce qui prouve l'exactitude de nos considérations théoriques concernant le pouvoir osmotique des solutions complexes.

Ce qui le prouve encore, c'est que, comme nous l'avions prévu, les solutions véritablement isotoniques de substances chimiquement analogues avec un ion identique et ayant à la même dilution le même coefficient de dissociation électrolytique, sont en même temps isohydriques. Les expériences 12 et 13, où les coefficients d'ionisation des deux corps en présence sont chaque fois identiques (0.83 et 0.85), montrent, en effet, que la pression totale du mélange est, dans ce cas, celle des solutions initiales: ni les volumes, ni les degrés de dissociation primitifs ne subissent de modification dans le mélange.

En général, le pouvoir osmotique d'une solution complexe est inférieur à la moyenne des pressions initiales, malgré la contraction qui peut se manifester lors du mélange et qui tend plutôt à produire un phénomène contraire.

Le degré de dissociation des substances en présence se modifie donc de façon à occasionner une diminution des éléments actifs dans la pression osmotique. Autrement dit, il y a généralement rétrogradation de la dissociation totale.

Il résulte immédiatement de là que les travaux physiologiques basés sur l'analyse de la pression osmotique cellulaire sont entachés d'erreur s'ils ne tiennent pas compte de la dissociation particulière des corps dissous dans le suc. Les recherches si ingénieuses de de Vries, relatives précisément à l'analyse de la turgescence cellulaire, si fondamentales pour la physiologie, et qui peuvent être citées comme des modèles de précision eu égard à l'état des connaissances scientifiques de l'époque, n'échappent pas aujourd'hui à cette remarque.

La diminution de pression s'accuse aussi dans les solutions contenant une substance saline et un sucre. Cela est-il dû, comme dans les solutions purement salines, à une rétrogradation de la dissociation ? Dans ce cas il faut admettre l'ionisation du sucre et la formation, dans la solution, de corps nouveaux par voie de double décomposition. — Ou bien la diminution de la pression totale est-elle, au contraire, le résultat d'une condensation moléculaire de l'hydrate de carbone? — Ou bien encore, y a-t-il formation de molécules complexes entre le sel et la substance sucrée ? — Et dans l'une ou l'autre des deux dernières hypothèses, comment l'équilibre est-il assuré dans la solution complexe ?

⁂

Nous avons essayé d'expliquer les faits observés dans les mélanges sucrés en appliquant à l'étude de quelques solutions simples de glycose et de saccharose notre procédé de détermination des pressions au moyen de cellules adaptées à des concentrations appropriées.

Les résultats obtenus dans une première série de recherches figurent dans le tableau qui suit.

Dans la deuxième colonne, nous donnons, pour chaque solution, la concentration c en fraction de mole par litre; dans les deux suivantes, les pressions $P_{obs.}$ entre lesquelles se trouve le pouvoir osmotique de la solution, et déterminées au moyen des cellules de *Tradescantia;* dans la dernière, la pression $P_{calc.}$ qui devrait exister si les molécules ne subissaient, dans la solution, aucune modification.

Nos D'ORDRE.	c.	$P_{obs.}$		$P_{calc.}$
		Glycose.	Saccharose.	
1	0,5	1030 - 1040	1040 - 1050	1210,5
2	0,4	1020 - 1030	930 - 940	968,4
3	0,25	510 - 520	520 - 530	605,3
4	0,22	280 - 290	280 - 290	532,6
5	0,2	570 - 280	Id.	484,2
6	0,16	Id.	270 - 280	387,4
7	0,13	Id.	Id.	314,7

Nous remarquons que nous obtenons partout une pression moindre que ne le veut la théorie, ce qui doit faire admettre une condensation moléculaire.

De plus, les solutions 4, 5, 6, 7, quoique ayant des concentrations différentes, exercent des pressions très voisines. Ceci nous explique immédiatement la façon spéciale dont se conduisent certaines solutions sucrées au point de vue de l'adaptation des cellules qui y séjournent.

Il résulte, en effet, de nos expériences antérieures (V. R., pp. 36 et suiv. et fig. 2 du présent travail) que, dans les solutions sucrées, à partir d'une concentration extérieure qui exerce une pression comprise entre 50 et 60 *is* (*) (250 et 300 $\overset{\tau}{M}$ environ) et jusqu'à une pression comprise entre 90 et 100 *is* (450 et 500 $\overset{\tau}{M}$ environ), le

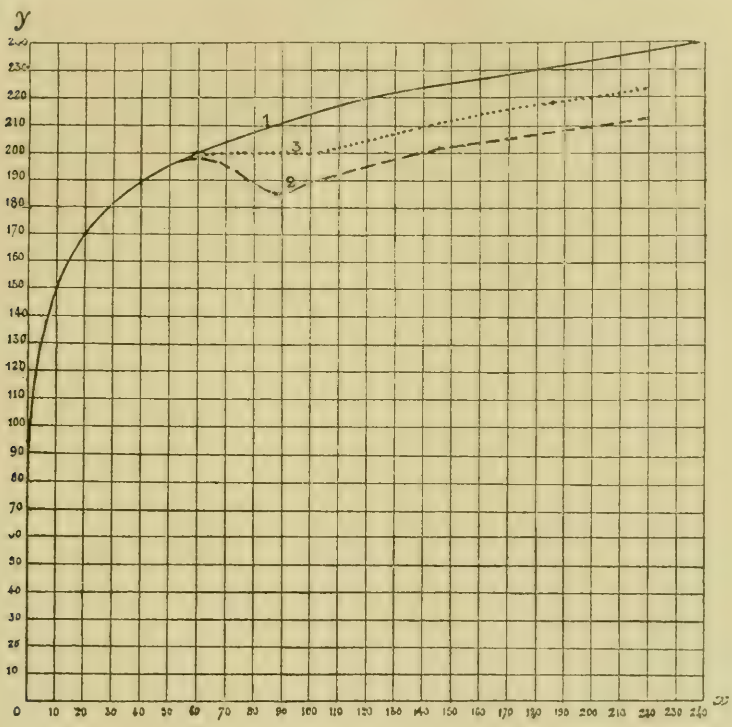


FIG. 2.

pouvoir osmotique des cellules adaptées garde une valeur constante dans la glycose, tandis qu'il diminue même dans la saccharose, au fur et à mesure que la concentration du milieu augmente. A partir de la pression ambiante de 450-500 $\overset{\tau}{M}$, la pression cellulaire croît

---

(*) Voir la note de la page 200.

de nouveau graduellement avec la concentration, tout en restant en deçà des valeurs correspondantes acquises dans les solutions salines isotoniques.

Les courbes données ici se rapportent aux cellules de *Tradescantia*. Mais il est à noter que toutes les autres cellules sur lesquelles ont porté les expériences : cellules épidermiques du bulbe d'*Allium*, du fruit de *Symphoricarpus*, des feuilles d'*Elodea canadensis*, cellules de *Spirogyra* donnent, sinon les mêmes pouvoirs osmotiques dans les mêmes solutions, tout au moins des courbes d'allures absolument identiques à celles de la figure. Cela prouve que nous avons affaire à une propriété des substances dissoutes. Dans la partie où chacune des deux courbes cesse de monter, le pouvoir osmotique cellulaire, constant ou diminuant selon le cas, doit correspondre, en réalité, à des excitations osmotiques isotoniques pour la glycose, allant en s'affaiblissant dans la saccharose, et cela malgré l'accroissement constant de la concentration. Cela ne tend-il pas déjà à faire admettre une condensation moléculaire dans les solutions considérées?

Il est intéressant de remarquer que nos nouvelles expériences mènent à la confirmation de cette manière de voir. Par les deux procédés, on constate l'anomalie dans les mêmes solutions.

Quant au fait qu'à partir d'une solution sucrée comprise entre 450-500 $\overset{\tau}{M}$ les pressions cellulaires se remettent à croître en donnant une courbe parallèle à celle concernant les solutions salines, il s'explique peut-être par une condensation moléculaire plus faible ou par une dissociation des molécules complexes formées préalablement.

⁂

Mais comment se conduisent les solutions sucrées de pression inférieure à 250-300 $\overset{\tau}{M}$?

Pour de telles solutions, les courbes qui montrent la relation entre la pression cellulaire et la pression ambiante se confondent (voir fig. 2) avec celles qui concernent les solutions salines. Est-ce à dire que les substances sucrées se conduisent là comme de véritables anélectrolytes? Nous partions, en effet, de cette supposition en vue de la composition des milieux auxquels il s'agissait d'adapter les cellules.

Les cellules de *Tradescantia* ne peuvent plus servir à éclaircir ce problème, la pression la plus faible qui puisse y régner (358 $\overset{\tau}{M}$) étant supérieure aux pressions qu'il s'agit d'évaluer. Nous avons donc dû nous servir de cellules dont le pouvoir osmotique est capable de baisser, par adaptation, bien plus que chez celles de *Tradescantia*. Après bien des essais, notre choix s'est arrêté aux cellules des feuilles de *Mnium hornum*, dont le pouvoir osmotique peut être porté de 600 à 130 $\overset{\tau}{M}$ dans l'eau distillée. Ces cellules présentent encore un autre avantage : celui de nous révéler, par la plasmolyse, des différences de pressions extérieures de 5 $\overset{\tau}{M}$.

Voici les résultats obtenus :

c représente toujours la concentration en fraction de mole par litre;

$P_{obs.}$, les pressions entre lesquelles se trouve comprise la pression de la solution étudiée;

$P_{calc.}$, la pression qui serait exercée si les substances restaient réellement non dissociées.

Nos D'ORDRE.	*c*.	$P_{obs.}$		$P_{calc.}$
		Glycose.	Saccharose.	
1	0,12	280 – 290	280 – 290	290
2	0,10	240 – 250	240 – 250	242
3	0,08	200 – 210	190 – 200	193
4	0,06	150 – 160	150 – 160	145

Nous assistons ici à un phénomène contraire à celui qui caractérise les solutions plus concentrées. Les pressions réelles sont plus élevées que celles qui seraient exercées si les substances étaient des anélectrolytes, et la différence est d'autant plus marquée que les solutions sont plus diluées.

Cette différence est en réalité petite et n'a pu, dans nos expérience sur l'adaptation, influer d'une manière sensible sur la valeur du pouvoir osmotique cellulaire, d'autant plus que nous nous servions là, pour l'évaluation de la pression cellulaire, de solutions variant entre elles de 50 $\bar{M}$ de pression environ.

Il ressort donc des expériences relatées ici (lesquelles ont été répétées plusieurs fois), qu'aux dilutions considérées, il doit se produire une dissociation des substances sucrées. Dès lors, dans les solutions qui contiennent, outre un sucre, une substance saline, la formation de corps par voie de double décomposition devient possible et même probable. De la sorte, il existerait dans la solution quatre corps ayant, deux à deux, un ion identique et produisant, par une ionisation convenable, la condition nécessaire à l'équilibre : même concentration en ions dans les différentes solutions élémentaires dans laquelle se décompose la solution complexe.

⁂

En résumé, l'équilibre des solutions complexes, aussi bien sucrées que salines, exige un changement dans la constitution intime des solutions initiales. La nature de la modification, bien connue pour le cas de solutions d'électrolytes mélangés, est, à ce qui semble, la même pour les solutions sucrées diluées et non éclaircie encore en ce qui concerne les solutions sucrées concentrées. Les hydrates de carbone se dissocient jusqu'à une concentration comprise entre 0,07 et 0,09 mole par litre, tandis que dans des concentrations plus fortes, au contraire, il se produit vraisemblablement une association moléculaire.

Quel est le degré de dissociation des sucres en solutions diluées ? Quel serait au juste, dans les solutions plus concentrées, la nature des molécules complexes et la valeur du pouvoir d'association? C'est ce que doivent démontrer des recherches plus spéciales et plus étendues que celles qui viennent d'être décrites (*).

Aussi longtemps que nous n'aurons pas ces données, il restera impossible de déterminer théoriquement, d'une façon exacte, la pression d'un mélange de sels et de sucres, tel un suc cellulaire où les hydrates de carbone jouent un rôle souvent prépondérant. On peut néanmoins dire que dans les recherches de de Vries, par exemple, la pression du suc cellulaire calculée en partant de l'analyse chimique de celui-ci, doit subir au moins deux corrections : celle relative aux véritables coefficients de dissociation des sels dissous et celle due à la véritable composition intime des sucres.

Ajoutons à cela, d'une part, que de Vries ne tient compte, dans ses recherches, que des substances essentielles qui entrent dans la composition des sucs; d'autres part, que les données expérimentales sont forcément un peu exagérées — et l'on s'expliquera les différences que l'on constate entre ses résultats calculés en partant de l'analyse chimique et ses résultats expérimentaux, différences qui varient entre 0,005 et 0,028 équivalents KNO_3 par litre, soit approximativement 25 et 140 $\overset{\tau}{\mathrm{M}}$.

(*) Il est intéressant de constater que Jones et Getman (1 et 2) ont remarqué que les substances sucrées, la glycérine et d'autres « non électrolytes », accusent, dans des solutions de 0,2 à 2 normales, des abaissements moléculaires trop forts des points de congélation. Ils attribuent ce fait à la formation d'hydrates complexes, comme il semble d'ailleurs s'en produire, suivant ces mêmes auteurs, chez la plupart des électrolytes où ils ont constaté des abaissements des points de congélation jusque cinq fois plus forts que ceux qui résulteraient de la simple dissociation. La quantité d'eau combinée à la substance mise en solution occasionnerait un accroissement de concentration suffisant pour expliquer les effets cryoscopiques signalés.

CONCLUSION GÉNÉRALE.

Nos recherches ne justifient pas seulement, à notre avis, les déductions qu'on vient de lire. Elles prouvent encore le bien-fondé de la théorie de Mac Gregor sur la condition d'équilibre et la constitution intime des mélanges d'électrolytes dissous, de même que la théorie des solutions isohydriques d'Arrhenius qui lui sert de base.

La méthode de Mac Gregor pour la détermination des coefficients de dissociation électrolytique des substances mélangées dissoutes se trouve contrôlée par nos recherches de pressions osmotiques comme elle l'avait été déjà par celles relatives à la conductivité électrique entreprises par le savant et par plusieurs de ses élèves.

Nous croyons, enfin, que nos expériences sur la pression des solutions sucrées ont montré tout au moins que les « anélectrolytes » mériteraient une étude minutieuse au point de vue de leur conductivité électrique et de leur dissociation, non négligeable semble-t-il, et que ces données nouvelles auraient une grande valeur au point de vue des études physiologiques notamment. On a pu s'assurer une fois de plus, par ce travail, que les méthodes physiologiques peuvent être, dans ce genre de recherches, d'une aide efficace.

BIBLIOGRAPHIE.

Archibald (1), On the calculation of the conductivity of aqueous solutions containing sodium chlorid and potassium sulphate. (*Trans. roy. Soc. of Canada*, 1897–1898, t. III, p. 69.)

— (2) On the calculation of the conductivity of aqueous solutions containing potassium and sodium sulphates. (*Trans. Nova-Scotian Inst. of Sc.*, 1897-1898, t. IX, p. 291.)

— (3) On a test by the freezing-point methode of the ionization coefficients determined by the conductivity method, for solutions containing potassium and sodium sulphates. (*Ibid.*, 1898-1899, t. X, p. 33.)

Arrhenius (1), Untersuchungen über die galvanische Leitungsfähigkeit der Elektrolyten, 1884. (Ref. in *Wiedem. Ann.* Beibl., 1885, p. 437.)

— (2) Ueber die innere Reibung verdünnter wässeriger Lösungen. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1887, t. I, p. 298.)

— (3) Ueber das Leitungsvermögen von Mischungen aus wässerigen Saürelösungen. (*Wiedem. Ann.*, 1887, t. XXX, p. 51.)

— (4) Theorie der isohydrische Lösungen. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1888, t. II, p. 284.)

— (5) Ueber die Gleichgewichtsverhältnisse zwischen Elektrolyten. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1890, t. V, p. 1.)

— (6) Ueber die Aenderung der Elektrischen Leitvermögens einer Lösung durch Zusatz von kleinen Mengen eines Nichtleiters. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1892, t. IX, p. 487.)

Barmwater, Ueber das Leitungsvermögen der Gemische von Elektrolyten. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1899, t. XXVIII, p. 434. — *Ibid.*, 1903, t. XLV, p. 557.)

Barnes (1), On the calculation of the conductivity of aqueous solutions containing hydrochloric and sulphuric acids. (*Trans. Nova-Scot. Inst. of Sc.*, 1899-1900, t. X., p. 129.)

— (2) On the depression of freezing-point by mixtures of elektrolytes. (*Ibid.*, 1899–1900, t. X, p. 140.)

BARNES (3) On the depression of the freezing-point in solutions containing hydrochloric and sulphuric acids. (*Trans. roy. Soc. of Canada,* 1900-1901, t. VI, p. 37.)

BENDER, Studien über Salzlösungen. (*Wiedem. Ann.,* 1884, t. XXII, p. 179.)

BOUCHOTTE, Propagation de l'électricité dans une solution qui contient plusieurs sels. (*C. R.,* 1866, t. LXII, p. 955.)

BOUTY, Sur la conductibilité électrique des dissolutions salines très étendues. (*Ann. de Chimie et de Physique,* 1884, t. III, p. 433.)

BREDIG, Beiträge zur Stöchiometrie der Ionenbeweglichkeit. (*Zeitschr. für phys. Chem.,* 1894, t. XIII, p. 242.)

BRÜCKNER, Ueber innere Reibung von Salzlösungen. (*Wiedem. Ann.,* 1891, t. XLII, p. 287.

CHROUSTCHOFF et PACHKOFF, Sur la conductibilité électrique des dissolutions salines contenant des mélanges de sels neutres. (*C. R.,* 1889, t. CVIII, p. 1162.)

DE VRIES, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. (*Pringsh. Jahrb.,* 1884, t. XIV, p. 427.

ERRERA, Sur la myriotonie comme unité dans les mesures osmotiques. *Rec. de l'Inst. Bot. de l'Univ. de Bruxelles.,* 1902, t. V, p. 193. — *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique,* 1901, n° 3, p. 135.)

EULER (1), Zur Theorie des chemischen Katalyse. (*Ber. Deuts. Chem. Ges.,* 1900, t. III, p. 3202.)

— (2) Ueber Katalyse durch Neutralsalze. (*Zeitschr. für phys. Chem.,* 1900, t. XXXII, p. 348.)

— (3) Zur Frage der Inversion des Rohrzuckers. (*Ber. Deuts. Chem. Ges.,* 1901, t. III, p. 1568.)

GROTRIAN (1), Analogien zwischen der Fluidität und dem galvanischen Leitvermögen. (*Pogg. Ann.,* 1876, t. CLVII, p. 130. — *Wiedem. Ann.,* 1879, t. VIII, p. 530.)

— (2) Das elektrische Leitungsvermögen einiger Cadmium und Quecksilbersalze in wässerigen Lösungen. (*Wiedem. Ann.,* 1883, t. XVIII, p. 177.)

HEBB, On a determination of the freezing-point depression constant for elektrolytes. *Trans. Nova-Scot. Inst. of Sc.,* 1901-1902, t. X, p. 410.)

HITTORF, Ueber die Wanderung der Ionen-Elektrolyse einer Lösung zweier Salze. (*Pogg. Ann.,* 1858, t. CIII, p. 1.)

Hopfgartner, Ueber Stromleitung in gemischten Lösungen von Elektrolyten. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1898, t. XXV, p. 115.)

Jones und Getman (1), Ueber die Existenz von Hydraten in concentrierten wässrigen Lösungen der Electrolyte und einiger Nichtelectrolyte. (*Ber. Deutsch. Chem. Ges.*, 1904, p. 1511.)

— (2) Ueber das Vorhandensein von Hydraten in concentrierten wässrigen Lösungen von Electrolyten. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1904, t. XLIX, p. 386.)

Jorissen, Over de beteekenis van de studie der physische chemie voor de Biologie. (*Album der Natuur*, April 1903.)

Kay, Equilibrium between sulphuric acid and sulphates in aqueous solutions. (*Procced. roy. Soc. Edinburgh*, 1897-1899, t. XXII, p. 484.)

Klein, Das elektrische Leitungsvermögen von Doppelsalzen. (*Wiedem. Ann.*, 1886, t. XXVII, p. 151.)

Kohlrausch (1), Ueber die Geschwindigkeit elektrolytischer Ionen. (*Wiedem. Ann.*, 1893, t. L., p. 386.)

— (2) Ueber das elektrische Leitvermögen von Lösungen der Alkali-Iodate und eine Formel zur Berechnung von Leitvermögen. (*Sitzungsber. Königl. Preuss. Akad. der Wiss.*, 1900, t. XLIV, p. 1002.)

Kohlrausch und Holborn, Das Leitvermögen der Elektrolyte. — Leipzig, 1898.

Kohlrausch und Maltby, Das elektrische Leitvermögen wässriger Lösungen von Alkali-Chloriden und Nitraten. (Sonderabdr. aus den *Wissensch. Abhandl. der physik-technischen Reichsanstalt*, 1901.)

Kremers, Ueber die Contraction welche die Mischung verschiedener wässeriger Salzlösungen begleiten. (*Pogg. Ann.*, 1856, t. XCVIII, p. 58.)

Lenz, Ueber das galvanische Leitungsvermögen alcoholischer Lösungen. (*Mém. de l'Acad. imp. des sc. de Saint-Pétersbourg*, 1882, série VII, t. XXX, nº 9.)

Mc Gregor (1), On the calculation of the conductivity of mixtures of elektrolytes. (*Trans. Nova-Scot. Inst. of. Sc.*, 1895-1896, t. IX, p. 10.)

— (2) On the calculation of the conductivity of elektrolytes. (*Trans. roy. Soc. Canada*, 1896-1897, t. II, p. 65.)

— (3) On the relation of the physical properties of aqueous solutions to their states of ionisation. (*Trans. Nova-Scot. Inst. Sc.*, 1896-1897, t. IX, p. 219.)

— (4) On finding the ionisation of complex solutions of given concentration and the converse problem. (*Ibid.*, 1898-1899, t. X, p. 67.)

Mc Gregor (5) On the calculability of the results of electrolysis in solutions containing two electrolytes with one ion in common. (*Trans. roy. Soc. Canada*, 1898-1899, t. IV, p. 117.)

— (6) On a diagram of freezing-point depression for electrolytes. (*Trans. Nova-Scot. Inst. Sc.*, 1899-1900, t. X, p. 29.)

— (7) On the depression of the freezing-point in aqueous solutions of electrolytes. (*Trans. roy. Soc. Canada*, 1900-1901, t. VI, p. 3.)

Mc Gregor and Archibald (1), On the calculation of the conductivity of aqueous solutions containing two electrolytes with no common ion. (*Phil. Mag.*, Febr. 1898, p. 151.)

— (2) On the conductivity method of studying moderately dilute aqueous solutions of double salts. (*Ibid.*, Dec. 1898, p. 509.)

Mc Kay (1), On the calculation of the conductivity of aqueous solutions containing the chlorides of sodium and barium. (*Trans. Nova-Scot. Inst. Sc.*, 1897-1898, t. IX, p. 321.)

— (2) On the calculation of the conductivity of aqueous solutions containing hydrochloric and sulphuric acids. (*Ibid.*, 1899-1900, t. X, p. 129.)

— (3) On the calculation of conductivity of aqueous solutions of potassium-magnesium sulfate. (*Ibid.*, 1897-1898, p. 348.)

Madsen, Versuche über die Abhängigkeit der Hydrolyse von der Temperatur. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1901, t. XXXVI, p. 290.)

Nernst, Theoretische Chemie, 1903, 4. Aufl.

Ostwald, Lehrbuch der allgemeinen Chemie.

Paalzow, Ueber den galvanischen Wiederstand von Flüssigkeiten. (*Pogg. Ann.*, 1869, t. CXXXVI, p. 4815.)

Pfeffer, Osmotische Untersuchungen. Leipzig, 1877.

Roth, Elektrisches Leitvermögen von Kaliumchlorid in Wasser-Aethylalkoholgemischen (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1902, t. XLII, p. 209.)

Rudorf, Zur Kenntnis der Leitfähigkeit und innern Reibungen von Lösungen. (*Ibid.*, 1903, t. XLIII, p. 257.)

Sabat, Ueber das Leitvermögen der Gemische von Elektrolyten. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1902, t. XLI, p. 224.)

Schrader, Zur Elektrolyse von Gemischen. (*Inaug. Diss.* Berlin, 1897.)

Spohr, Ueber den Einfluss der Neutralsalze bei chemischen Reaktionen. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1888, t. II, p. 194.)

Stephan, Beiträge zu den Beziehungen zwischen Fluidität und galvanischem Leitungsvermögen. (*Wiedem. Ann.*, 1882, t. XVII, p. 673.)

Van Rysselberghe, Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. (*Mém. de l'Acad. roy. de Belgique*, 1899, t. LVIII.)

Wakemann, Ueber die Beeinflussung der molecular Leitfähigkeit der Essigsaüre durch kleine Mengen anderer elektrolytischer Substanzen. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1894. t. XV, p. 159.)

Wershoven, Das elektrische Leitungsvermögen von Kadmium-Salzen bei starker Verdünnung der Lösungen und bei grossen Temperaturunterschieden. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1890, t. V., p. 481.)

Wiedemann, Ueber die Bewegung der Flüssigkeiten im Kreise der geschlossenen galvanischen Saüle und ihre Beziehungen zur Elektrolyse. (*Pogg. Ann.*, 1856, t. IC, p. 177.)

Wolf, Beitrag zur Kenntnis der Leitfähigkeiten gemischter Lösungen von Elektrolyten. (*Zeitschr. für phys. Chem.*, 1902, t. XL, p. 222.)

PRÉFACE

Notre regretté professeur M. Léo Errera, en disparaissant si inopinément, a laissé bien des travaux inachevés et bien des esquisses inédites sur de multiples sujets d'investigation. Il en est beaucoup qui, malheureusement trop incomplets, ne pourront être publiés; d'autres, déjà mis au point, prêts à être rédigés, ont pu être repris; et la présente note que j'ai le grand honneur de pouvoir achever était déjà presque aux deux tiers écrite par notre savant maître.

Dès 1876, il avait fait des observations sur les Primevères et les avait poursuivies pendant les années 1877-1878; il nous dit lui-même comment, en 1895, il avait été ramené vers cette question.

M. Errera travaillait toujours avec un admirable esprit d'ordre : ainsi, dans le cas présent, tous les livres traitant de la question étaient rassemblés, des signets marquaient les pages à consulter, des indications sur feuillets détachés étaient jointes aux cahiers contenant les observations faites dès 1876. Tout cela faisait un ensemble dans lequel il ne m'a pas été difficile de puiser les renseignements nécessaires à l'achèvement du travail.

J'ai eu spécialement à cœur de ne développer que les notes qui me semblaient suffisamment claires pour que je pusse rester, le plus possible, dans l'esprit du travail conçu par mon professeur.

La partie théorique, d'ailleurs, était presque complète; je n'ai eu qu'à rassembler les observations et à les coordonner dans la direction qui m'était donnée pour écrire la suite. Cette dernière partie est imprimée en texte différent.

Certaines annotations pourtant, qui sont sans doute l'expression, trop résumée, hélas! de ces aperçus ingénieux dont était coutumier M. Errera, sont restées inemployées, parce que je n'ai pu les rattacher à l'ensemble du travail. Ce sont des indications bibliographiques, des données théoriques sur la transmission héréditaire des caractères hétérostyliques secondaires, et enfin cette phrase qui dans la pensée de M. Errera devait terminer son travail : « Il serait très intéressant d'examiner, pour les divers cas de fécondation possibles, la transmission héréditaire des caractères hétérostyliques principaux et secondaires, à la lumière des théories de Mendel, aujourd'hui remises en honneur. »

Institut botanique, le 18 septembre 1905.

Joséphine Wery.

SUR LES

CARACTÈRES HÉTÉROSTYLIQUES SECONDAIRES

DES PRIMEVÈRES

PAR

L. ERRERA

Dans un mémoire fait en collaboration avec mon ami, le regretté Gustave Gevaert [1], et dont la Société royale de Botanique a bien voulu accueillir la première partie dans son *Bulletin*, alors que les deux auteurs étaient encore de jeunes étudiants,— il y a vingt-sept ans de cela, — nous annoncions en ces termes les deux autres parties qui devaient, dans notre esprit, en former le complément :

« Pour achever le programme que nous nous sommes donné dans ce travail, il nous reste à examiner plus spécialement l'hétérostylie et à faire connaître les résultats de nos observations sur le *Primula elatior*. Nous espérons aider à éclaircir, par là, les détails de structure des deux formes de cette espèce; prouver qu'il existe des caractères hétérostyliques secondaires, à peu près comme il existe des caractères sexuels secondaires; que l'on peut constater directement dans la nature le transport du pollen de l'une à l'autre forme de Primevère; que la forme macrostyle est légèrement plus voyante que la forme microstyle, et que l'homme même paraît involontairement tenir compte de cette faible différence, etc. [1] »

---

[1] Gustave Gevaert, né le 12 février 1861, ne s'est plus occupé de botanique dans la suite. Il embrassa la carrière médicale, fut un médecin d'enfants très estimé et mourut, le 12 avril 1903, directeur de l'Hospice Roger de Grimberghe, à Middelkerke, non loin d'Ostende.

Nous avions réuni, pendant les années 1876, 1877 et 1878, un assez grand nombre d'observations sur cette matière, mais nous désirions les multiplier encore. Les circonstances ne l'ont pas permis, l'un de nous s'étant consacré à la médecine, l'autre ayant été sollicité par des sujets d'études botaniques différents.

Des naturalistes qui s'intéressent aux questions de biologie florale se sont adressés à moi à diverses reprises pour me demander des éclaircissements sur les faits sommairement indiqués par les quelques lignes que l'on vient de lire : c'est ce qui m'excusera de revenir à ces broutilles scientifiques.

Dans un articulet de 1881 [2], j'ai déjà montré combien il est aisé de vérifier, chez les espèces hétérostyles, le transport du pollen de l'une des formes à l'autre. Cette constatation vient d'être répétée avec le même résultat [3].

---

[1] L. Errera et G. Gevaert, *Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs et en particulier sur l'hétérostylie du* Primula elatior. Première partie. (Bull. de la Soc. roy. de bot. de Belgique, 1878, t. XVII, p. 179.)

[2] L. Errera, *Un moyen simple de constater la fécondation croisée chez les Primevères.* (Bull. de la Soc. roy. de bot. de Belgique, t. XX, 2e partie, séance du 5 février 1881.)

[3] F. E. Weiss, *Further observations on the pollination of the Primrose and of the Cowslip.* (The new Phytologist, 1904, III, nos 6-7, p. 168.) Il convient de noter toutefois que l'auteur n'a pas pris la précaution de faire l'observation sur place.

Je voudrais extraire ici, de nos anciennes notes inédites, les données relatives à un second point.

Les deux sexes des espèces dioïques d'animaux et de plantes se distinguent entre eux, comme on sait, par une foule de traits sans connexité immédiate avec la différence sexuelle; l'origine de ces *caractères sexuels secondaires* soulève maint problème important et délicat.

Il en va de même pour les deux ou les trois formes des espèces végétales hétérodistyles ou hétérotristyles.

§ 1er. — **Primula elatior** Jacq.

Dans le centre de la Belgique, où ont été faites nos observations, les deux formes de *Primula elatior* Jacq. sont également fréquentes et croissent pêle-mêle. Pour s'en assurer, il ne faut pas se contenter de dénombrer les hampes d'un bouquet cueilli au hasard, mais compter toutes les hampes sans exception d'un espace naturel suffisamment étendu. C'est ainsi que dans un bois des environs de Bruxelles (Linthout), nous avons trouvé :

198 hampes macrostyles
contre 184 hampes microstyles;

près de là, dans une prairie (Woluwe) :

679 hampes macrostyles
contre 690 hampes microstyles;

soit ensemble :

877 hampes macrostyles
contre 874 hampes microstyles.

D'un tout autre côté des environs de Bruxelles (Groenendael), dans une prairie :

273 hampes macrostyles
contre 265 hampes microstyles.

⁂

Le tableau suivant, qui résume de nombreuses mensurations, fait ressortir les caractères hétérostyliques principaux et secondaires des deux formes, telles qu'elles se rencontrent aux environs de Bruxelles (voir aussi la planche qui accompagne le mémoire de 1878)[1]; les dimensions florales indiquées se rapportent à des fleurs en plein épanouissement.

Primula elatior Jacq.

CARACTÈRES DISTINCTIFS DES DEUX FORMES.	MACROSTYLE.	MICROSTYLE.
Caractères principaux.		
Position relative des organes sexuels :		
distance de la base de la corolle jusqu'au milieu du stigmate	$14^{mm}4$	$6^{mm}25$.
distance de la base de la corolle jusqu'au milieu des anthères	$7^{mm}35$	$14^{mm}25$.
Papilles stigmatiques	110^{μ}.	26^{μ}.
Dimensions des grains de pollen	14^{μ} sur $18^{\mu}5$	$25^{\mu}5$ sur $33^{\mu}5$.

---

[1] J'ai cru utile de faire reproduire cette planche pour le présent travail. (J. Wery.)

CARACTÈRES DISTINCTIFS DES DEUX FORMES.	MACROSTYLE.	MICROSTYLE.
Caractères secondaires.		
Forme du stigmate (y compris les papilles) . . .	Plus sphéroïdale . . $0^{mm}97$ de large sur $0^{mm}75$ de haut.	Plus aplatie. $0^{mm}74$ de large sur $0^{mm}47$ de haut.
Dimensions des anthères .	$0^{mm}48$ de large sur $1^{mm}7$ de haut.	$0^{mm}51$ de large sur $1^{mm}8$ de haut.
Nombre des cannelures des grains de pollen . . .	6; assez souvent 7, quelquefois 5.	7; assez souvent 8.
Diamètre du limbe de la corolle	23 millimètres. . .	19 millimètres.
Longueur du tube de la corolle	$13^{mm}6$	$15^{mm}2$.
Longueur du limbe d'un pétale	$10^{mm}75$	$8^{mm}65$.
Forme du limbe des pétales.	Ordinairement peu rétréci à la base.	Ordinairement fort rétréci à la base.
Largeur de l'ouverture de la corolle	Un peu plus petite .	Un peu plus grande.
Longueur de la hampe depuis son insertion jusqu'à la naissance des pédicelles floraux	196 millimètres . .	172 millimètres.
Forme des feuilles . . .	Relativement plus longues et moins larges; rapport moyen de la longueur (mesurée depuis la base du pétiole jusqu'à l'extrémité du limbe) à la largeur maximum = 2,86 : 1; et dans un bois très ombragé = 3,63 : 1.	Relativement plus larges et moins longues; rapport moyen de la longueur à la largeur maximum = 2,41 : 1; et dans un bois très ombragé = 3,11 : 1.
Poids moyen de 100 graines mûres	$41^{mgr}8$	$44^{mgr}1$.

On remarque donc que les pieds macrostyles, — outre les différences bien connues dans l'insertion des étamines et la longueur du style, la grosseur du pollen et la longueur des papilles stigmatiques, — présentent généralement :

les stigmates plus sphéroïdaux que les pieds microstyles;

les anthères un peu plus petites ;

une cannelure de moins aux grains de pollen;

le limbe de la corolle un peu plus grand, mais son tube d'autant plus court;

le limbe des pétales moins rétréci à la base ;

l'ouverture du tube de la corolle un peu moindre;

la hampe plus haute;

les feuilles un peu plus longues par rapport à leur largeur ;

les graines moins lourdes de quelques pour-cent.

Il y a lieu encore de signaler que :

la teinte moyenne des fleurs macrostyles (vues en masse) est légèrement plus foncée que celle des microstyles;

elles paraissent présenter, un peu plus que les microstyles, la tendance à des variations florales en *plus* (fleurs hexamères, par exemple), tandis que les microstyles semblent avoir plutôt une tendance aux variations florales en *moins* (fleurs tétramères, par exemple);

par suite de la bifidité ordinaire des carpelles, les capsules s'ouvrent à la maturité avec 6-12 dents, les macrostyles ayant le plus souvent 9 ou 10 dents, les microstyles 8 ou 9;

en revanche, les graines des pieds macrostyles sont, nettement, de moins belle qualité, en moyenne, que celles des microstyles; celles-là étant souvent recroquevillées, irrégulières, à faces déprimées et concaves, peu uniformes entre elles, tandis que celles-ci ont les faces planes ou convexes, sont de belle venue et de grosseur assez uniforme. D'accord avec cela, nous avons déjà dit que ces dernières pèsent un peu davantage.

Au point de vue de la fécondation, les trois particularités suivantes des fleurs microstyles méritent d'être notées :

Quand elles sont très jeunes, le tube de la corolle y est très peu développé, et les étamines se trouvent, de la sorte, au niveau du stigmate : les anthères s'ouvrent d'ordinaire dès ce moment (bien avant l'épanouissement de la corolle), ce qui amène sur le stigmate un dépôt abondant de pollen autogamique;

D'autre part, les fleurs microstyles ont, assez souvent, les anthères mangées par les limaces; cela ne se produit pas pour les étamines, mieux protégées, des fleurs macrostyles;

Enfin, l'orifice un peu plus large du tube de la corolle des microstyles permet aux Hyménoptères d'y enfoncer la tête plus avant que dans les macrostyles, — détail qui a échappé à Hermann Müller [1], — de sorte qu'avec une même longueur de trompe les Insectes peuvent épuiser le nectar des deux formes, malgré la profondeur plus grande du tube corollin des microstyles.

⁂

A côté des différences plus ou moins marquantes que nous venons de passer en revue, il existe toute une série de caractères absolument pareils chez les deux formes de *Primula elatior* du centre de la Belgique.

Le nombre moyen de fleurs par hampe est le même : 7 — avec 1 pour minimum et 20 chez les microstyles, 21 chez les macrostyles,

---

[1] H. Müller, *Befruchtung der Blumen*, p. 347. Leipzig, 1873.

NOMBRE DE FLEURS PAR HAMPE :		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Nombre de hampes de chacune de ces catégories.	Macrostyles . . . (255 hampes examinées.)	2	12	16	20	54	27	22	30	23	11	12	7	4	3	2	3	2	0	1	3	1
	Microstyles . . . (262 hampes examinées.)	6	14	25	12	31	33	30	23	19	16	15	5	14	3	3	3	2	3	4	1	0
Total : 517 hampes.		8	26	41	32	85	60	52	53	42	27	27	12	18	6	5	6	4	3	5	4	1

pour maxima observés [1]. Voici d'ailleurs (voir le tableau ci-contre) le relevé de 250 hampes, environ, de chaque sorte (provenant, sans choix, de diverses localités des environs de Bruxelles) sur lequel cette conclusion est fondée : il va de soi que des statistiques beaucoup plus étendues seraient nécessaires pour déterminer s'il y a quelque légère différence entre la courbe de variation des macrostyles et celle des microstyles [2].

Les deux sortes de fleurs ont le même faible parfum, rappelant celui de la pêche.

Racines et tiges ne nous ont présenté, ni au point de vue extérieur ni pour la structure interne, aucune différence entre les pieds macrostyles et les microstyles ; l'épiderme de la tige, les poils dont elle est pourvue sont identiques de part et d'autre. Les ovaires sont semblables et renferment 50 à 60 ovules.

§ 2. — **Quelques conséquences.**

Le léger excès de diamètre des corolles et leur coloris un peu plus accentué, joints à leurs hampes plus élevées (de 2 centimètres au moins, en moyenne) suffisent à rendre les fleurs des pieds macrostyles un peu plus voyantes que celles des microstyles [3].

---

[1] Je laisse de côté une hampe exceptionnelle, macrostyle, représentant probablement une « fasciation » et portant trente-deux fleurs.

[2] Pour autant que le dénombrement ci-dessus autorise un jugement, il semble, d'après les chiffres relatifs au total des 517 hampes, que certains nombres soient plus fréquents que leurs deux voisins et constituent, par conséquent, des maxima secondaires : tel est le cas de 3, 5, 8, 13, qui appartiennent à la série bien connue.

[3] Il ne nous a pas paru que les macrostyles tendent à fleurir avant les microstyles, comme Darwin l'indique pour le *Primula officinalis* et *P. sinensis* (*Differ.*

A son insu, l'homme tient compte de ces faibles différences : en cueillant un bouquet, il opère donc souvent une sélection involontaire. Aussi, malgré l'égale fréquence des deux sortes d'individus de *Primula elatior* aux environs de Bruxelles, voit-on généralement les macrostyles prédominer d'une manière notable dans les bouquets qui, chaque printemps, arrivent au marché.

Quatre bouquets achetés au hasard à la fin d'avril et au début de mai 1877 ont présenté, par exemple, les rapports suivants du nombre de hampes macrostyles aux hampes microstyles : 92 : 22; 68 : 46; 67 : 28; 110 : 68; soit ensemble : 337 : 164.

Un autre bouquet, cueilli pour nous par une personne non prévenue (à Groenendael, le 25 avril 1877) : 61 : 25.

La prépondérance n'est pas toujours aussi marquée, mais nous l'avons constatée très généralement, quoique des exceptions se présentent parfois.

Un exemple significatif fut observé à Woluwe. Nous venions d'y constater, le 8 avril 1877, dans une prairie, l'égalité de nombre presque rigoureuse des deux sortes d'individus (679 : 690, voir ci-dessus, p. 227). Pendant ce temps, un enfant de la campagne cueillait un gros bouquet dans la prairie immédiatement contiguë : celui-ci renfermait une forte majorité de hampes macrostyles : 88 : 54.

Mais dans un endroit où beaucoup de fleurs auront été cueillies et où la préférence pour les macrostyles aura pu s'exercer pendant quelque temps, il arrivera nécessairement qu'il reste à la longue un excès de microstyles; et ainsi, vers la fin de la saison, les

---

forms of flowers, 1877, pp. 16 et 39) et Kerner pour le *P. auricula* (*Pflanzenleben*, II, p. 390); tandis que le contraire aurait lieu pour *P. longiflora* (Kerner, *Ibid.*). Mais nous avons eu le tort de ne pas accorder une attention spéciale à ce point.

bouquets qu'on y cueillera seront formés en majorité de cette dernière forme. C'est ce que nous avons constaté au bois de la Cambre, près de Bruxelles, à la mi-avril 1876.

L'intérêt de ces observations me paraît résider en ceci. Les adversaires de la théorie darwinienne de la sélection naturelle objectent volontiers qu'on ne peut admettre un choix sans supposer une intention de choisir. Or, les bouquets de Primevères nous montrent que cela est possible et qu'un choix inconscient n'a rien de contradictoire : l'Homme, véritablement, choisit ici sans choisir.

⁂

Il faudrait rechercher si les Insectes fécondateurs — notamment les Hyménoptères que nous avons souvent vus voler d'une forme de Primevère à l'autre — ont, comme l'Homme, une tendance à aller d'abord vers les pieds macrostyles d'une même habitation [1].

Il en résulterait, en effet, qu'à l'état sauvage, les fleurs macrostyles seraient assez souvent fécondées par du pollen d'autres fleurs de la même forme, — ce qu'on peut appeler, avec Darwin [2], une union « homomorphe » ou « illégitime », — tandis que les microstyles seraient plus fréquemment l'objet d'une union « légitime » ou « hétéromorphe », c'est-à-dire fécondées par du pollen de l'autre forme préalablement visitée.

---

[1] Chez les plantes diclines entomophiles, les fleurs mâles (ou les hermaphrodites) ont généralement pour caractère sexuel secondaire d'être plus voyantes que les femelles : c'est la « loi de Sprengel », comme on l'a appelée (voir, à ce sujet, Errera et Gevaert, *loc. cit.*, p. 144), et l'on admet que les Insectes visitent d'abord les fleurs mâles (ou hermaphrodites). Cet ordre de visites a été directement constaté dans quelques cas par Hermann Müller (*Befruchtung der Blumen*, p. 415, fleurs ♂ et ♀ de *Valeriana dioica*; p. 330, fleurs ♂ et ♀ de *Mentha arvensis*); mais il ne serait pas superflu de multiplier de telles observations.

[2] Ch. Darwin, *Differ. forms of flowers*, 1877, p. 24.

Cette remarque se justifie encore davantage si l'on réfléchit à la place qu'occupent les deux sortes de pollen sur la trompe des Insectes butineurs. Le pollen des fleurs macrostyles adhère surtout au milieu de la trompe et vient forcément en contact avec le stigmate d'une autre fleur macrostyle au moment où l'Insecte y insinue sa trompe et au moment où il l'en retire; tandis que le pollen des microstyles, adhérant à la tête de l'Insecte ou tout à la base de sa trompe, n'a guère de chance d'arriver en contact avec les stigmates d'autres fleurs microstyles.

Or, on sait que l'efficacité fécondatrice du pollen hétéromorphe est, chez les Primevères, très supérieure à celle du pollen homomorphe : ainsi s'expliquerait fort simplement la fertilité moindre des pieds macrostyles comparée à celle des microstyles, *les uns et les autres étant abandonnés aux visites naturelles des Insectes*. Cette fertilité moindre avait déjà été signalée pour des espèces voisines : le *P. officinalis* et le *P. acaulis*, par Darwin [1], pour le *P. auricula*, par J. Scott [2]. Elle a d'autant plus besoin d'explication que, chez le *P. officinalis* tout au moins, la fertilité des individus macrostyles est, au contraire, plus grande que celle des microstyles, lorsque tous deux sont fécondés artificiellement de la même manière (soit homomorphiquement, soit hétéromorphiquement) : cela ressort, à n'en pas douter, des expériences de Darwin [1] et de J. Scott [2]. Dans le cas de *P. elatior* et de *P. acaulis* [3], la fertilité des deux sortes d'individus paraît être sensiblement la même lorsqu'ils sont tous deux fécondés « légitimement ».

---

[1] CH. DARWIN, *On the two forms, or dimorphic condition, in the species of* Primula, *and on their remarkable sexual relation.* (JOURN. OF THE PROC. OF THE LINN. SOC., 1862, vol. VI, pp. 79 et 82.) — IDEM, *Differ. forms of flowers,* 1877, pp. 17 et 36.

[2] JOHN SCOTT, *Observ. on the functions and structure of the reproductive organs in the* Primulaceae. (JOURN. OF THE PROC. OF THE LINN. SOC., 1864, vol. VIII, p. 87.)

⁂

Une autre particularité curieuse trouverait encore son explication, si réellement les Insectes visitent en général les pieds macrostyles des Primevères avant les microstyles. Dans ce cas, il serait très important que l'union « illégitime » eût conservé une certaine efficacité chez les macrostyles, où elle se réaliserait assez souvent, tandis qu'elle pourrait impunément avoir perdu presque toute valeur chez les microstyles, où l'arrivée du pollen « légitime » serait bien mieux assurée. Or, on constate précisément une différence extraordinaire dans la fertilité des deux sortes de pieds, lorsque tous deux sont « illégitimement » fécondés : chez *Primula officinalis*, Darwin a trouvé, comme nous l'avons dit [4], que le rapport (en poids) des graines produites par cent bonnes capsules issues de la fécondation illégitime par du pollen d'autres pieds homomorphes est :

---

[1] CH. DARWIN, *Differ. forms of flowers*, 1877, p. 25 : Le poids des graines données par 100 bonnes capsules de macrostyles × pollen de microstyles : macrostyles × pollen de macrostyles : microstyles × pollen de macrostyles : microstyles × pollen de microstyles : : 62 : 42 : 44 : 30.

[2] J. SCOTT, *loc. cit.*, p. 107.

[3] CH. DARWIN, *Differ. forms of flowers*, pp. 33 et 37.

[4] Voir plus haut, page 20, note 3.

Macrostyles (illégit.) : microstyles (illégit.) : : 42 : 30;

chez *P. sinensis*[1], il a obtenu de même, en comparant les poids moyens des graines par capsule :

Macrostyles (illégit.) : microstyles (illégit.) : : 45 : 23;

et en comparant chez *P. elatior*, *P. acaulis* et *P. sinensis*, non plus les poids, mais les nombres moyens de graines par capsule, les rapports suivants[2] :

P. elatior : macrostyles (illégit.) : microstyles (illégit.) : : 27.7 : 12.1
P. acaulis : — — : : 52.2 : 18.8
P. sinensis : — — : : 35 : 25

Il faut ajouter, toutefois, que Hildebrand[3] (sur des plantes de *P. sinensis* apparemment moins vigoureuses que celles de Darwin) a obtenu à peu près autant de graines d'origine illégitime pour les macrostyles et pour les microstyles :

Macrostyles (illégit.) : microstyles (illégit.) : : 18 : 20;

mais, dans le cas de la fécondation d'une fleur par son propre pollen, il a trouvé la disproportion habituelle[4] :

Macrostyles (illégit.) : microstyles (illégit.) : : 17 : 8.

---

[1] Ch. Darwin, *op. cit.*, p. 39.

[2] Idem, *ibid.*, pp. 33, 37 et 39.

[3] Hildebrand, cité dans Darwin, *op. cit.*, p. 41.

[4] Il résulte d'un tableau donné par Darwin (*op. cit.*, p. 48) que sur les neuf espèces de *Primula* étudiées par lui et par J. Scott, seul le *P. auricula* a une

De même aussi pour *Hottonia palustris* [1]:

Macrostyles (illégit.) : microstyles (illégit.) : : 77.5 : 18.7.

⁂

Mais un autre facteur corrige et compense, dans une certaine mesure, l'action de ceux dont nous venons de parler [2].

On sait que chez les espèces hétérostyles, les fécondations homomorphes donnent une prépondérance de descendants de la forme même, tandis que les fécondations hétéromorphes donnent à peu près une égalité des deux sortes de descendants [3].

Si donc les choses se passaient uniquement comme nous venons de le dire, il y aurait à la longue une prépondérance de plus en plus marquée de pieds macrostyles, puisque chez ceux-ci, ainsi que le dit M. Errera (p. 235), les visites d'Insectes provoqueraient surtout des fécondations homomorphes alors qu'elles détermineraient plutôt des fécondations hétéromorphes chez les microstyles.

Or, il est très important que tous les facteurs qui pourraient donner une prépondérance à l'une ou à l'autre forme se compensent très exactement. Car on sait, par la « loi de Delbœuf », comment toute prépondérance, quelque faible qu'elle soit, doit aller peu à peu accentuant ses effets. Cela est particulièrement vrai dans le cas des Primevères, où deux causes ne manqueraient pas d'accroître de plus en plus tout excès numérique de l'une des formes : 1° la faculté

---

fertilité plus grande, dans le cas de fécondation illégitime, pour les fleurs microstyles que pour les macrostyles. Cette exception est inexpliquée.

[1] H. Müller, *Befruchtung der Blumen*, p. 351 ; chiffres recalculés par Darwin, *op. cit.*, p. 52.

[2] C'est jusqu'en ce point que M. L. Errera avait rédigé son manuscrit. (J. Wery.)

[3] M. le professeur Errera avait l'intention de revenir sur ces faits dans une note qui devait faire suite à celle-ci et qu'il se proposait d'intituler : *Sur l'application de la théorie de Mendel aux espèces hétérostyles.*

de multiplication asexuelle de cette espèce vivace, ce qui détermine la formation de véritables colonies d'une seule forme autour de chaque pied vigoureux; 2° l'hérédité qui tend à maintenir, à la suite des fécondations illégitimes, la forme qui porte les graines.

Or, de nombreux dénombrements, faits dans différentes stations des environs de Bruxelles[1], nous ont révélé une égalité dans le nombre de hampes des deux sortes de fleurs.

Un correctif compensateur existe donc, dans le cas qui nous occupe, qui empêche cette prépondérance de la forme macrostyle et maintient l'équilibre. Le voici : l'organisation des fleurs microstyles, la contiguïté juvénile du stigmate et des anthères, la position relative de ces organes à l'état adulte, position qui favorise, au moindre mouvement de la plante, la chute de grains de pollen sur la surface stigmatique, sont autant de raisons qui déterminent chez les formes microstyles un dépôt fréquent de pollen de la fleur même, tandis qu'il n'en est pas de même chez les macrostyles. Cette autogamie très fréquente est, il est vrai, nous l'avons vu, tres peu fertile, mais elle n'en donne pas moins une certaine quantité de graines qui produiront *en grande majorité des pieds microstyles.*

⁂

De sorte qu'on peut avec une certaine probabilité d'exactitude entrevoir l'enchaînement suivant de circonstances :

De par leur structure même, les pieds microstyles des espèces hétérostyles sont, ainsi que nous venons de le rappeler, plus exposés que les macrostyles à la fécondation directe (autogamie), et ce fait tendrait à amener par hérédité une prépondérance des pieds microstyles.

En raison des avantages incontestables de la fécondation croisée, la sélection naturelle doit donc tendre à conserver et à développer toute variation qui compense l'action précédente et maintienne l'égalité de nombres des deux sortes de pieds.

---

[1] Voir le tableau I ci-après.

Nous pouvons donc nous attendre à voir chez les espèces hétérostyles des détails de structure qui amènent, en revanche, un certain excès compensateur de fécondations homomorphes chez les pieds macrostyles.

Ce sera, par exemple, la chute de la corolle après la floraison qui déposera sur les stigmates des fleurs macrostyles une certaine quantité de leur pollen; ou bien le même résultat sera atteint parce qu'elles fleurissent un peu plus tôt[1]; ou bien encore, ce sera l'existence de caractères secondaires qui rendra les macrostyles un peu plus voyantes et provoquera chez les Insectes une légère tendance à les visiter en premier lieu.

C'est, en effet, le cas chez nos Primevères, ainsi que le montrent les observations exposées ci-après.

⁂

§ 3. — **Compte rendu des observations sur** *Primula elatior*.

Les observations résumées dans les tableaux qui suivent ont été faites au cours des années 1876-1877-1878, par MM. L. Errera, G. Gevaert et Destrée, et en 1905, par M. L. Errera et M^lle^ J. Wery. Elles avaient pour but d'élucider les points suivants, qui vérifient l'existence des caractères hétérostyliques secondaires :

1° Les deux formes de *Primula elatior* sont-elles également fréquentes dans les stations naturelles?

2° Un promeneur non prévenu a-t-il une tendance à cueillir l'une de préférence à l'autre?

3° L'une des deux formes a-t-elle une tendance à fleurir la première?

4° Dans les fleurs jeunes (avant l'épanouissement), les stigmates sont-ils presque de niveau avec les anthères déjà ouvertes, et cette particularité s'observe-t-elle également dans les deux sortes de fleurs?

---

[1] CH. DARWIN, *Differ. forms of flowers*, 1877, pp. 16 et 39, et KERNER, *Pflanzenleben*, II, p. 390.

5° Les Insectes ont-ils une tendance à visiter les deux sortes de pieds d'une même station dans un ordre déterminé?

6° Y a-t-il, à l'état naturel, plus de gros pollen (microstyle) sur les stigmates macrostyles que de petit pollen (macrostyle) sur les stigmates microstyles, ou l'inverse?

7° Observe-t-on des changements dans la direction des fleurs suivant leur âge ou l'heure de la journée?

I. — FRÉQUENCE RELATIVE DES DEUX FORMES DANS LES STATIONS NATURELLES (AUX ENVIRONS DE BRUXELLES).

DATE.	STATION.	Total des hampes.	Macrostyles.	Microstyles.	*Observateur.*
13 avril 1876.	Bois de la Cambre. . .	28	9	19	L. Errera.
8 avril 1877.	Bois de Linthout . . .	120	52	68	Id.
Id.	Id. . .	92	60	32	Destrée.
Id.	Id. . .	169	86	83	Gevaert.
Id.	Woluwe, prairie entre deux ruisseaux: 1er ruisseau. .	302	143	159	L. Errera.
	Prairie . . .	994	505	489	Id.
	2d ruisseau . .	73	31	42	Id
23 mars 1905.	Bois à Bergh	158	75	83	J. Wery.
Id.	Clairière à Bergh . . .	466	240	226	Id.
26 mars 1905.	Bois de Braine-le-Château.	237	108	129	Id.
2 avril 1905.	Talus à Wesembeek . .	15	11	4	L. Errera.
	A REPORTER. . .	2,654	1,320	1,334	

DATE.	STATION.	Total des hampes.	Macrostyles.	Microstyles.	*Observateur.*
	REPORT. . .	2,654	1,320	1,334	
Id.	Laerenbeekbosch à Jette.	87	47	40	J. Wery.
9 avril 1905.	Woluwe-Saint-Lambert, prairie propriété Malou.	1,586	847	739	L. Errera.
Id.	Laerenbeekbosch à Jette.	128	68	60	J. Wery.
Id.	Prairie, lisière du Laerenbeekbosch, à Jette.	96	50	46	Id.
16 avril 1905.	Taillis à Woluwe-Saint-Lambert.	1,173	580	593	L. Errera.
Id.	Clairière, Laerenbeekbosch à Jette.	300	154	146	J. Wery.
	TOTAUX. . .	6,024	3,066	2,958	

Soit pour 100 hampes 50.8 de macrostyles et 49.2 de microstyles, ce qui représente un léger excès, 1.6 °/₀ de macrostyles. Les deux formes se présentent donc en nombre sensiblement égal dans les stations naturelles des environs de Bruxelles.

Il importait toutefois de vérifier si les hampes de l'une des formes ne portent pas un plus grand nombre de fleurs que celles de l'autre forme.

Des numérations faites en 1876, 1877, par MM. Errera, Destrée et Gevaert sur des inflorescences cueillies au bois de la Cambre, au bois de Linthout, à Woluwe et à Groenendael, et qui sont exposées dans le tableau, page 232, ont donné :

Pour 255 hampes macrostyles, 1819 fleurs; moyenne par hampe : 7.13 fleurs.

— 262 — microstyles, 1961 — — 7.48 —

Il semble donc qu'il y ait aussi égalité dans le nombre moyen de fleurs portées par les hampes des deux formes.

II. — Attraction relative exercée sur l'homme par les deux formes.

Le 8 avril 1877, M. Errera acheta à un enfant un bouquet de Primevères [1] qui venait d'être cueilli dans la prairie de Woluwe contiguë à celle dont le relevé est donné dans le tableau ci-dessus (8-IV-1877), et où il y avait à peu près égalité des deux sortes de hampes. Ce bouquet contenait 142 hampes, dont 88 macrostyles et 54 microstyles. Il y avait donc lieu de se demander si l'homme, inconsciemment attiré par le léger excès de taille des fleurs macrostyles, ne les cueille pas de préférence.

De multiples observations sont venues démontrer l'exactitude de cette supposition. On a compté le nombre des fleurs de chaque forme contenues dans des bouquets achetés au marché ou cueillis par des promeneurs non prévenus, souvent dans les espaces naturels dont le relevé figure dans le tableau I, et l'on a obtenu les chiffres suivants :

DATE.	PROVENANCE DES BOUQUETS.	Total des hampes.	Macrostyles.	Microstyles.	*Observateur.*
8 avril 1877.	Prairie à Woluwe-Saint-Pierre.	142	88	54	L. Errera.
Avril 1877.	Prairies de Carloo. . .	112	60	52	Id.
Id.	Id. . . .	61	38	23	Id.
25 avril 1877.	Groenendael	86	61	25	Id.
	A reporter. . .	401	247	154	

---

[1] C'est le bouquet dont il est question page 234.

DATE.	PROVENANCE DES BOUQUETS.	Total des hampes	Macrostyles.	Microstyles.	*Observateur.*
	REPORT. . .	401	247	154	
27 avril 1877.	Prairies de Carloo. . .	63	32	31	L. Errera.
28 avril 1877.	Bouquet acheté au marché.	114	92	22	Id.
Id.	Id.	114	68	46	Id.
Id.	Id.	95	67	28	Id.
29 avril 1877.	Prairie de Carloo . . .	49	31	18	Id.
22 mars 1878.	Bouquet acheté au marché.	84	46	38	Id.
Id.	Id.	74	34	40	Id.
Id.	Id.	84	50	34	Id.
25 mars 1878.	Id. provenant des environs de Hal.	76	39	37	Id.
Id.	Id.	90	52	38	Id.
27 mars 1878.	Bouquet provenant de Beersel.	89	60	29	Id.
Id.	Id.	89	42	47	Id.
Id.	Id.	120	66	54	Id.
29 mars 1878.	Id. provenant de Droogenbosch.	106	48	58	Id.
Id.	Id.	122	56	66	Id.
1er avril 1878.	Id acheté au marché.	21	12	9	Id.
	Id. id.	26	12	14	Id.
Id.	Bouquet acheté au marché.	36	15	21	Id.
Id.	Id.	54	23	31	Id.
Id.	Id.	63	35	28	Id.
Id.	Id.	65	37	28	Id.
	A REPORTER. . .	2,035	1,164	871	

DATE.	PROVENANCE DES BOUQUETS.	Total des hampes.	Macrostyles.	Microstyles.	*Observateur.*
	Report. . .	2,035	1,164	871	
3 avril 1878.	Bouquet acheté au marché.	99	52	47	L. Errera.
26 mars 1905.	Lisière du bois, Braine-le-Château.	182	76	106	J. Wery.
Id.	Bois, Braine-le-Château .	125	66	59	Id.
27 mars 1905.	Prairie, lisière du bois de la Cambre.	209	105	104	Id.
29 mars 1905.	Bords d'un chemin, bois de Bergh.	72	24	48	Id.
30 mars 1905.	Prairie à Boitsfort .	233	131	102	Id.
2 avril 1905.	Laerenbeekbosch à Jette.	66	43	23	Id
3 avril 1905.	Prairie à Boitsfort. .	160	95	65	Id.
9 avril 1905.	Laerenbeekbosch à Jette. (Trois personnes différentes.)	69	40	29	Id.
		67	34	33	Id.
		87	50	37	Id.
16 avril 1905.	Taillis, Woluwe-Saint-Lambert.	223	126	97	L. Errera.
Id.	Laerenbeekbosch à Jette.	129	79	50	J. Wery.
25 avril 1905.	Taillis, Woluwe-Saint-Lambert[1].	92	50	42	L. Errera.
	Totaux. . .	3,848	2,135	1,713	

Soit pour 100 hampes cueillies, 55.5 de macrostyles et 44.5 de microstyles, ce qui représente un excès de 11 °/₀ de macrostyles.

Alors donc que le dénombrement de toutes les hampes rencontrées dans différents espaces naturels ne nous a révélé qu'un léger excès, 1.6 %, de hampes macrostyles, on constate dans les bouquets cueillis, souvent dans les mêmes endroits, par des personnes non prévenues, un excès de 11 % de hampes macrostyles. Un choix involontaire a donc présidé à la confection de ces bouquets amenant un excès nouveau de 11 % — 1.6 % = 9.4 % de hampes macrostyles.

---

[1] Ce bouquet a été cueilli par la petite fille de M.^{e} Errera, Louise-Marie.

En réalité, même la supériorité numérique des hampes macrostyles doit être plus grande, car une cause d'erreur tendant à diminuer la proportion de fleurs macrostyles s'est glissée ici. En effet, puisque l'homme est attiré davantage par les fleurs macrostyles, on conçoit que dans un endroit où souvent des bouquets ont été cueillis, on finira par obtenir une proportion très forte de hampes microstyles, de sorte qu'alors les bouquets ne contiendront plus l'excès habituel.

Or, on constate qu'il en est réellement ainsi :

1° Au bois de la Cambre, où beaucoup de promeneurs cueillent des Primevères, il reste (tableau I, 13, IV, 1876) un fort excès de hampes microstyles;

2° Dans les bouquets cueillis à Carloo, les macrostyles sont encore en majorité (tableau II, IV, 1877), mais si légèrement que M. Errera soupçonna les pelouses de Carloo d'avoir été déjà visitées par des amateurs de fleurs; il apprit que cette supposition était parfaitement exacte;

3° De même, des deux bouquets cueillis dans le bois de Braine-le-Château (tableau II, 26, III, 1905), l'un, composé à la lisière du bois, renfermait une forte majorité de microstyles, tandis que le second, cueilli beaucoup plus en avant dans le bois, contenait un excès de hampes macrostyles. Or, le long du chemin, nous avions rencontré des enfants de Braine-le-Château porteurs de bouquets de Primevères qu'ils avaient cueillis en passant à la lisière du bois;

4° Enfin, le bouquet provenant des bords d'un chemin à Bergh (tableau II, 29, III, 1905), là où beaucoup de fleurs avaient vraisemblablement été cueillies, renferme une majorité extraordinaire de hampes microstyles;

5° Par contre, il est très intéressant de constater que dans des endroits où l'examen de toutes les plantes avait révélé une égalité de hampes des deux formes (tableau I), des personnes non prevenues cueillent des bouquets renfermant un excès de macrostyles.

STATION.	DATE.	Dénombrement des hampes de la station (voir tableau I).		Dénombrement des hampes de bouquets cueillis dans la même station (voir tableau II).	
		Macro.	Micro.	Macro.	Micro.
Laerenbeekbosch à Jette.	2 avril 1905	47	40	43	23
Taillis à Woluwe-Saint-Lambert . . .	16 avril 1905	580	593	126	97
Clairière, Laerenbeekbosch à Jette . . .	Id.	154	146	79	50

III. — PRÉCOCITÉ (DE FLORAISON) RELATIVE DES DEUX FORMES.

D'après Darwin [1], la forme macrostyle de *P. officinalis* aurait une tendance à fleurir plus tôt que la forme microstyle, et il en serait de même pour *P. sinensis* [2], *P. auricula* [3]. Au contraire, chez *P. longiflora* [4], la forme microstyle serait la plus précoce.

Au cours des observations faites tout au début du printemps, il nous avait paru que le degré de floraison était également avancé chez les deux formes florales de *P. elatior*, mais il importait de vérifier la chose d'une manière plus précise et plus rigoureuse.

---

[1] CH. DARWIN, *Differ. forms of flowers*, p. 17.

[2] IDEM, *ibid.*, p. 39.

[3] KERNER, *Pflanzenleben*, II, p. 390.

[4] IDEM, *ibid.*, p. 390.

Les Primevères cueillies à Woluwe-Saint-Lambert, le 9 avril 1905, furent examinées à ce point de vue.

Il y avait :

Sur les 847 hampes macrostyles, en tout 473 boutons, soit 55,9 boutons pour 100 hampes macrostyles;

Sur les 739 hampes microstyles, en tout 492 boutons, soit 66,6 boutons pour 100 hampes microstyles.

Comme d'après les observations de M. L. Errera le nombre moyen de fleurs par hampe est le même pour les deux formes (environ 7 par hampe), il semble résulter des chiffres ci-dessus que les macrostyles soient un peu moins avancées et fleurissent par conséquent probablement un peu après les microstyles.

Mais dans une partie des hampes cueillies le 16 avril 1905 dans les taillis de Woluwe-Saint-Lambert, on dénombre le lendemain (17 avril 1905) les boutons, les fleurs épanouies et les fleurs déjà fanées.

Il y avait 274 hampes macrostyles présentant :

	37	boutons,
	837	fleurs épanouies,
	751	fleurs fanées,
Soit ensemble	1,625	fleurs,

ou en moyenne $\frac{1,625}{274} = 5.93$ fleurs par hampe;

et 246 hampes microstyles présentant :

	18	boutons,
	674	fleurs épanouies,
	621	fleurs fanées,
Soit ensemble	1,313	fleurs

ou en moyenne $\frac{1,313}{246} = 5.34$ fleurs par hampe.

Il y a donc ici $\frac{3,700}{274} = 13.5$ boutons pour 100 hampes macrostyles; et $\frac{1,800}{246} =$ 7.3 boutons pour 100 hampes microstyles.

Si l'on prend comme base un nombre de 100 fleurs de chaque sorte, on trouve qu'il y a

Pour 100 fleurs macrostyles :

2.3 boutons,
51.5 fleurs épanouies,
46.2 fleurs fanées,

et pour 100 fleurs microstyles :

1.4 bouton,
51.3 fleurs épanouies,
47.3 fleurs fanées.

Dans ce lot, les microstyles sont un peu plus avancées que les macrostyles. Ce résultat est donc l'opposé du précédent, et l'on peut conclure qu'il ne semble pas y avoir de différence sensible entre les deux époques de floraison.

IV. — POSITION RELATIVE DU STIGMATE ET DES ANTHÈRES DANS LES DEUX SORTES DE FLEURS.

Observations faites sur des *Primula elatior* cueillis dans le bois de Braine-le-Château, le 26 mars 1905.

a) *Examen d'une inflorescence macrostyle* présentant des fleurs épanouies, d'autres à peine épanouies, un bouton floral dont le calice commence à s'entr'ouvrir et des boutons floraux encore complètement fermés.

Dans la fleur à peine épanouie, les anthères sont placées un peu moins haut que dans la fleur largement épanouie, le tube de la corolle étant plus court. Le style est aussi long que celui de la fleur bien éclose, il dépasse un peu la gorge de la corolle, et de $7^{mm}5$ le sommet des anthères.

Dans le bouton floral prêt à s'épanouir, le tube de la corolle est plus court encore, les anthères sont placées plus bas que dans la fleur à peine épanouie, les divisions de la corolle encore petites et reployées les unes par-dessus les autres sont dépassées par le style qui est un peu plus court que dans les fleurs précédemment examinées, mais qui dépasse encore de 5 millimètres le sommet des anthères.

Dans le petit bouton floral encore complètement fermé, le tube de la corolle est très court, les anthères sont placées presque au fond du bouton et sont déjà dépassées de 1 millimètre par la surface stigmatique.

b) *Examen d'une inflorescence microstyle*, présentant également des fleurs aux différents stades d'épanouissement.

Dans la fleur à peine épanouie, le tube de la corolle n'ayant pas encore atteint sa longueur définitive, les anthères sont placées 3 millimètres plus bas que dans la fleur bien épanouie, le style a acquis toute sa croissance, le stigmate est situé 3 millimètres plus bas que la base des anthères.

Dans le bouton floral prêt à s'épanouir, les anthères sont placées 3 millimètres plus bas que les anthères des fleurs précédemment examinées, le tube de la corolle étant plus court. Le style ayant déjà sa longueur normale, la surface stigmatique touche la base des anthères.

Dans le bouton floral complètement fermé, le sommet des anthères, lesquelles ont à peu de chose près leurs dimensions normales, arrive à la même hauteur que le sommet des divisions de la corolle en préfloraison, le tube corollin étant pour ainsi dire nul. Le style n'est que de 1 millimètre plus court que dans les cas précédents, et le stigmate touche les anthères au tiers de leur longueur vers le bas.

Donc, dans les fleurs microstyles à l'état de bouton, le stigmate est en contact avec les anthères, tandis que dans les macrostyles, il les dépasse : la croissance de la corolle étant en quelque sorte en retard sur celle du style et celui-ci ayant déjà à peu près sa longueur avant l'allongement de celle-là [1].

Je ferai remarquer, cependant, que dans aucun des boutons de cette inflorescence microstyle, les anthères ne s'étaient ouvertes avant l'épanouissement de la fleur [2]. Cette déhiscence hâtive des anthères, signalée à la page 12 du présent travail, avait été observée par M. Errera. Je retrouve dans ses notes de 1876 :

« Dans une fleur non encore épanouie, je vois des grains de pollen sur le style, dus évidemment à une autofécondation, à moins que je ne les y aie fait tomber en ouvrant violemment la fleur. La grande abondance du pollen dans les anthères *déjà ouvertes* alors que la fleur ne l'est pas encore, me fait croire à une autofécondation ».

V. — M. Errera n'a pu s'assurer, ainsi qu'il le désirait, si les Insectes ont une tendance à visiter les fleurs de *Primula elatior* dans un ordre déterminé.

VI et VII. — PRÉPONDÉRANCE RELATIVE DE CHAQUE ESPÈCE DE POLLEN SUR LES STIGMATES DES DEUX SORTES DE FLEURS ET CHANGEMENTS DE DIRECTION DES FLEURS SUIVANT LEUR AGE OU L'HEURE DE LA JOURNÉE.

M. Errera examine sur place, au microscope de voyage, un certain nombre de stigmates des deux sortes. Il y a ordinairement sur chaque stigmate de fleur épanouie les deux sortes de pollen, facilement reconnaissables : le « légitime » (hétéromorphe) surtout vers le milieu du stigmate, l' « illégitime » (homomorphe) surtout vers les bords du stigmate et sur sa face inférieure.

---

[1] Ce fait, qui a été vérifié sur plusieurs inflorescences, est en contradiction avec l'affirmation donnée par W. BREITENBACH, *Bot. Zeit.*, 1880, t. XXXVIII, p. 577 ; d'après lui, les stades jeunes des fleurs hétérostyles seraient homostyles.

[2] Je n'ai toutefois étudié aucune autre inflorescence microstyle à ce point de vue.

Il lui a semblé souvent voir plus de pollen microstyle sur les stigmates microstyles que de pollen macrostyle sur les stigmates macrostyles, mais il est très difficile de décider cela d'une façon certaine.

Le pollen tombe assez facilement des anthères ouvertes. Dans les fleurs microstyles, on comprend que du pollen de la fleur même tombe assez abondamment sur le stigmate, et cela même au milieu de la surface de celui-ci. Dans les fleurs macrostyles, il en tombe aussi, à cause de la position déclinée que les fleurs des deux sortes prennent à un certain âge (ou à certaines heures : vers le soir? Le fait semble presque général vers 5 heures du soir); mais ce pollen ne peut guère arriver qu'à la face inférieure du gros stigmate macrostyle, où l'on en voit, en effet, souvent des quantités notables. Il est douteux qu'à cet endroit il puisse servir à quelque chose.

§ 4. — **Conclusions.**

On constate donc que l'enchaînement de faits qu'on a laissé entrevoir page 240 de la présente note se trouve vérifié par l'observation. En effet :

1° Les fleurs microstyles sont, ainsi que leur structure le faisait prévoir, plus souvent que les fleurs macrostyles, l'objet de fécondations directes (voir IV et VI);

2° Bien que les fécondations directes donnent une prépondérance de pieds de la forme même, et que la moindre prépondérance irait s'accentuant rapidement grâce à l'hérédité et à la faculté de multiplication végétative des Primevères, l'équilibre est maintenu dans la répartition des deux formes, qui sont également fréquentes dans les stations naturelles;

3° Cet équilibre est obtenu par l'existence de caractères hétérostyliques secondaires, lesquels rendent les fleurs de la forme macrostyle plus voyantes, par conséquent plus attractives, et provoquent ainsi chez les Insectes une tendance à les visiter en premier lieu, ce qui détermine inévitablement un certain nombre de fécondations homomorphes d'où résulterait un excès d'individus macrostyles compensant la prépondérance de pieds microstyles.

Coxyde, le 10 septembre 1905.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

FIG. 1. Fleur de *Primula elatior*, forme macrostyle (coupe longitudinale).

— 2. Fleur de *P. elatior*, forme microstyle (coupe longitudinale).

— 3 et 4. Grains de pollen de la forme macrostyle.

— 5 et 6. Sections transversales du pollen de la forme macrostyle.

— 7. Grain de pollen de la forme microstyle.

— 8 et 9. Sections transversales du pollen de la forme microstyle.

— 9bis. Contour d'un grain de pollen microstyle, anormal.

— 10 et 11. Stigmates de la forme macrostyle (fig. 10) et de la forme microstyle (fig. 11), portant chacun des grains de pollen des deux sortes :

a, pollen de la forme microstyle;

a', grain de pollen de la forme microstyle, émettant son tube pollinique;

b, pollen de la forme macrostyle.

— 12. Papille stigmatique de la forme macrostyle.

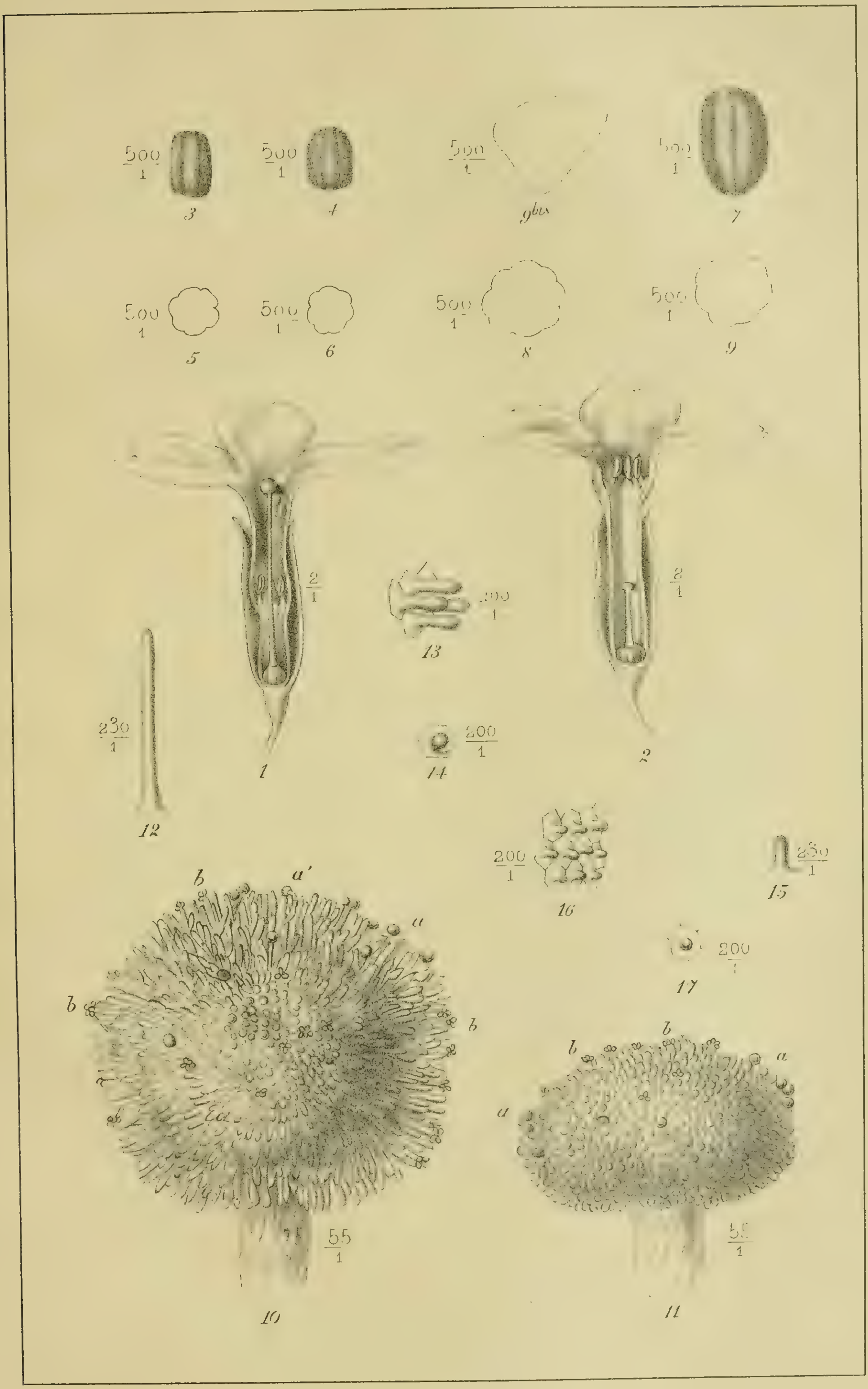
— 13. Portion de l'épiderme stigmatique de la forme macrostyle : on y voit les papilles, en raccourci, et les cellules hexagonales dont elles sont le prolongement.

— 14. Une de ces cellules hexagonales, vue de face (forme macrostyle).

— 15. Papille stigmatique de la forme microstyle.

— 16. Portion de l'épiderme stigmatique de la forme microstyle, avec les papilles, en raccourci, et les cellules hexagonales.

— 17. Une de ces cellules hexagonales, vue de face (forme microstyle).


3
500/1
4
500/1
9bis
500/1
7
500/1
5
500/1
6
500/1
8
500/1
9
500/1
1
2/1
2
2/1
13
200/1
12
230/1
14
200/1
16
200/1
15
230/1
17
200/1
10
a'
a
b
55/1
11
a
b
55/1

Ed. D. ad.nat. del.

Lith. G. Severeyns.

SUR LA
LOCALISATION DES ALCALOÏDES
CHEZ
LES LÉGUMINEUSES
(RECHERCHES DE MICROCHIMIE COMPARÉE)

PAR

Alb. JACQUEMIN (1)

CHAPITRE PREMIER.

Importance de la localisation des alcaloïdes dans les plantes (2).

A la suite des « premières recherches » de MM. Errera, Maistriau et Clautriau (1887), et surtout à partir du moment où l'on s'est trouvé en possession d'un contrôle microchimique précis (Errera, 1889), la localisation des alcaloïdes dans les végétaux, qui avait été fort négligée, a fait l'objet de nombreuses études sérieuses. Aujourd'hui, avec Clautriau (1900), nous pourrions dire qu'il existe des espèces alcaloïdifères dans presque tous les groupes végétaux, qu'il s'agisse de Thallophytes, de Bryophytes, de Ptéridophytes ou de Phanérogames.

Chez les Angiospermes, où les localisations ont été principalement faites, la plupart des plantes reconnues comme alcaloïdifères sont des Dicotylédones : Papavéracées, Solanacées, Renonculacées, Légumineuses, Ombellacées, Compositacées, Labiacées, Asclépiadacées, Fumariacées, Loganiacées, etc. Chez les Monocotylédones, nous citerons les Liliiflorales (*Colchicum*, *Veratrum*, *Narcissus*, *Clivia*), les Orchidacées, etc.

---

(1) Ce travail paraît simultanément ici et dans les *Annales de la Société royale des sciences médicales et naturelles,* t. XIV, 1905.

(2) Voir l'*Index bibliographique,* classé dans l'ordre alphabétique, à la fin du travail.

Aussi bien l'étude de la localisation des alcaloïdes végétaux est-elle extrêmement importante : la chimie y trouve des indications précieuses sur l'existence de nouvelles espèces alcaloïdifères ; les localisations permettent aux praticiens de disposer de moyens rapides de contrôle, les alcaloïdes ayant trouvé de nombreux emplois dans la médecine ; la technique de l'extraction y trouve aussi son profit : en effet, il est utile de savoir, non seulement quelles plantes contiennent de l'alcaloïde, mais encore dans quelles parties de ces plantes, à quelle époque de l'année, à quel moment de la vie de la plante il y en a le plus, connaissances qui rendront l'extraction plus avantageuse. Enfin, la culture peut s'appuyer sur les travaux microchimiques de localisation quant au choix des plantes pharmaceutiques à propager ; en outre, si telle espèce végétale est vénéneuse, l'agriculteur évitera de la semer ou aura soin de l'arracher, pour sauvegarder son bétail, tandis qu'il étendra sans crainte la culture des espèces reconnues absolument inoffensives.

Mais plus encore, la localisation de ce genre de principes actifs est d'une grande importance au point de vue de la botanique pure ; c'est à elle qu'il appartient d'éclairer la route pour la connaissance de leur rôle physiologique et éthologique.

Il nous a paru intéressant de faire une étude méthodique des Légumineuses au point de vue des alcaloïdes, et de comparer nos résultats avec ceux des autres auteurs ; étant données les nombreuses théories émises au sujet de la signification physiologique des alcaloïdes, on ne saurait procéder à trop de localisations microchimiques pour élucider cette question. Nos résultats constituent ainsi de nouveaux éléments utiles à la solution du problème.

CHAPITRE II.

Localisation des alcaloïdes chez les Légumineuses.

Nous donnons ci-dessous la liste des espèces qui ont été étudiées par nous et par d'autres auteurs; elles sont disposées suivant la classification d'Engler et Prantl.

Dans la quatrième colonne, nous citons le nom des auteurs qui ont découvert *macrochimiquement* la présence d'un alcaloïde dans la plante. La cinquième colonne est réservée à la présence d'un alcaloïde reconnue *microchimiquement;* cette colonne est divisée en une moitié gauche où nous indiquons par une croix nos propres observations et une moitié droite où nous citons le nom de l'auteur qui a fait aussi des observations sur la même plante; nous avons cru bon également de citer, dans cette moitié droite, le nom des auteurs qui ont localisé un alcaloïde dans une espèce que nous n'avons pas personnellement étudiée. Enfin, la sixième colonne se rapporte aux espèces où nous n'avons pas obtenu de réaction microchimique d'alcaloïde, ce que nous indiquons par un zéro; nous y avons également renseigné les constatations négatives faites par d'autres botanistes.

Nous ne renseignerons pas dans ce tableau les espèces de Légumineuses dont les chimistes ont extrait empiriquement des alcaloïdes et que ni les auteurs ni nous n'avons étudiées au point de vue de la localisation.

Nous ne décrirons pas non plus les méthodes suivies pour déterminer le siège de l'alcaloïde dans les tissus végétaux; les nombreux travaux publiés sur la matière ont tous rappelé la technique imposée; contentons-nous de renvoyer aux mémoires déjà cités de M. L. Errera et signalés à l'index bibliographique.

SOUS-FAMILLES.	TRIBUS ET SOUS-TRIBUS.	ESPÈCES.	Présence d'alcaloïde reconnue *macrochimiquement* par :	Présence d'alcaloïde reconnue *microchimiquement* par :		Pas de réaction microchimique d'alcaloïde.
I. — **MIMOSOIDEAE** . . .	INGAE	Pithecolobium Saman .	Plugge (1884) et Greshoff (1890).	+	—	—
		Albizzia lophantha . .	—	—	—	○
		Albizzia anthelminthica.	Greshoff (1900).	—	—	○
	ACACIEAE . . .	Acacia farnesiana. . .	Greshoff (1890).	+	—	—
		Acacia tenerrima. . .	Id.	+	—	—
II. — **CAESALPINIOIDEAE** .	AMHERSTIEAE. .	Tamarindus indica . .	—	—	—	○
	KRAMERIEAE . .	Krameria triandra . .	—	—	—	○
III. — **PAPILIONOIDEAE**. .	SOPHORAE . . .	Sophora tomentosa . .	Plugge (1892) et Greshoff (1890).	+	—	—
	PODALYRIEAE .	Anagyris foetida . . .	Hardy-Gallois (1885), Partheil et Spassky (1895).	+	Guérin (1895).	—
		Thermopsis fabacea . .	Rauwerda (1897).	+	Id.	—
		Baptisia australis. . .	Schroeder (1885) et Plugge (1892).	+	Id.	—

PAPILIONOIDEAE (SUITE) .	GENISTEAE .	SPARTIINAE.	Lupinus luteus . . .	Siewert (1865).	+	Van Dyck (1900).	—
			Lupinus angustifolius .	Eichhorn (1867).	+	—	—
			Lupinus polyphyllus .	Schmidt (1897), Gerrard (1897), Callsen (1900).	+	—	—
			Lupinus mutabilis . .	—	+	—	—
			Lupinus micranthus . .	—	+	—	—
			Lupinus albus . . .	Soldaini (1892).	+	Clautriau (1894).	—
			Lupinus elegans . . .	—	—	Errera (1889).	—
			Spartium junceum . .	Stenhouse (1851).	+	Audemard (1902).	—
			Genista sagittalis . . .	Id.	—	Id.	—
			Genista (diverses espèces).	Rauwerda (1897).	—	Id.	—
			Genista canariensis . .	—	+	—	—
		CYTISINAE.	Laburnum vulgare . . (= Cytisus Laburnum.)	Chevalier et Lassaigne (1818), Husemann et Marmé (1865).	+	Rosoll (1890). Guérin (1895), Cornevin (1887), Van Gulick (1901), Van Dyck (1900).	
			Cytisus scoparius. . . (= Sarothamnus scoparius = Genista scoparia.)	Stenhouse (1851).	—	Audemard (1902).	—
			Cytisus capitatus. . .	—	+	Guérin (1895).	—
			Cytisus attleyanus . .	—	+	—	—
			Cytisus (diverses espèces).	—	—	Guérin (1895), Rosoll (1890).	—

SOUS-FAMILLES.	TRIBUS ET SOUS-TRIBUS.	ESPÈCES.	Présence d'alcaloïde reconnue *macrochimiquement* par :	Présence d'alcaloïde reconnue *microchimiquement* par :		Pas de réaction microchimique d'alcaloïde.
PAPILIONOIDEAE (SUITE) .	Trifolieae .	Melilotus officinalis . .	—	—	—	○
		Trifolium rubens . . .	—	—	—	○
		Trifolium striatum . .	—	—	—	○
	Loteae. . . .	Lotus Jacobaeus . . .	—	—	—	Errera.
	Galegeae. . .	Indigofera floribunda .	—	—	—	○
		Astragalus glycyphyllos.	—	—	—	○
	Hedysareae .	Coronilla glauca		—	—	○
		Coronilla valentina . .	—	—	—	○
		Coronilla scorpioides .	—	—	—	○
		Hedysarum coronarium.	—	—	—	○
	Vicieae . . .	Lathyrus aphaca . . .	—	—	—	○
		Lens esculenta . . .	—	—	—	Errera.
	Phaseoleæ ERYTHRININAE	Erythrina viarum. . .	—	+	—	—
		Erythrina Crista-galli .	—		—	○
		Erythrina insignis . .	—	+	—	
	PHASEOLINAE	Rhynchosia phaseoloides.	—	—	—	○
		Physostigma venenosum .	Jobst et Hesse (1864).	+	—	—
		Phaseolus vulgaris .	—	—	—	○

§ 1. — MIMOSOÏDÉES

La sous-famille des Mimosoïdées comprend trois tribus : Ingées, Acaciées, Parkiées. Nous n'avons étudié aucun exemple de la dernière : toutefois, nous rappellerons qu'elle comprend le *Pentaclethra macrophylla*, dont la noix (graine d'Owala) contient un alcaloïde auquel Merck a donné le nom de « Paucine ».

1° Pithecolobium Saman Benth.

(*Calliandra Saman.*)

Plugge (1884) avait extrait des semences une base qu'il appela « Pithécolobine ». Plus tard, Greshoff (1890) la retira de l'écorce et constata sa nature alcaloïdique. Notons que ce dernier a encore rencontré de l'alcaloïde dans l'écorce de *Pithecolobium bigeminum*, *P. lobatum*, *P. unguis-cati*, *P. umbellatum*, *P. fasciculatum*.

Voici les réactions principales que nous a données la pithécolobine à l'intérieur des cellules :

IKI (1) : précipité brun granuleux;
Iodure de Bi et de K : précipité rouge;
Eau bromée : coloration rose jaunâtre;
$HgCl^2$: précipité blanc;
Acide phosphomolybdique : précipité jaune.

La pithécolobine réagit aussi avec $AuCl^3$, le tannin, $PtCl^4$, le sulfocyanure de K, le phosphomolybdate d'amm., le bichromate de K, etc.

Pour nous assurer que la localisation répond réellement à celle d'un alcaloïde, nous avons, suivant la méthode de M. Errera (1889), soumis les coupes de la tige à l'action de l'« alcool tartrique »; une coupe, placée dans ce liquide, ne nous donne plus de précipité avec IKI s'il s'agit d'un alcaloïde; si un tissu traité par IKI donne un précipité et que nous le plaçons après dans l'« alcool tartrique », le précipité disparaît s'il est de nature alcaloïdique. Ce contrôle nous a assuré que chez *Pithecolobium Saman*, nous avions réellement affaire à un alcaloïde; nous y avons d'ailleurs eu recours à maintes reprises.

---

(1) Ce réactif est formé d'iode dissous dans une solution d'iodure de potassium ; avec M. Errera, nous l'appelons « iodure de potassium iodé » et par abréviation IKI.

Chez *Pithecolobium Saman*, la localisation de la base n'avait été faite par aucun auteur jusqu'à ce jour; nous l'avons entreprise sur trois exemplaires : un adulte, un dont les cotylédons existaient encore et une plantule dont la radicule mesurait à peine 1 centimètre de longueur.

a) Dans la RACINE ADULTE, l'alcaloïde est situé dans les cellules du parenchyme cortical, en grande quantité autour du cylindre central, en petite quantité et à de rares endroits dans le reste du parenchyme; le liber en est extrêmement riche, ainsi que l'endoderme.

La COIFFE est très riche en substance active, dans toute son étendue, le plus dans une zone moyenne, le moins dans les couches externes.

Le POINT VÉGÉTATIF de la racine en contient également beaucoup.

b) Dans la plante TRÈS JEUNE, et pour les mêmes organes, nous constatons la présence de l'alcaloïde dans les mêmes endroits, mais en quantité beaucoup plus grande; de plus, il y en a dans la moelle et dans l'endoderme, et le parenchyme cortical ne présente aucune distinction entre une couche externe et une couche moyenne. Rien dans l'assise pilifère. (Pl. I. fig. 2.)

c) Le troisième exemplaire examiné est, nous l'avons dit, une plantule dont la plumule n'était pas encore sortie d'entre les cotylédons et dont la RADICULE était longue d'à peine 1 centimètre. Alcaloïde extrêmement abondant dans celle-ci, dans la moelle et dans les futurs parenchyme et liber; dans les éléments qui formeront les vaisseaux, non encore morts, mais dont les parois latérales étaient déjà fort épaissies, nous avons obtenu des précipités particulièrement fournis.

d) Les COTYLÉDONS du jeune *Pithecolobium* montrent une grande quantité d'alcaloïde dans leurs parenchymes et dans les épidermes, mais surtout dans l'épiderme externe ou inférieur. Le liber des faisceaux en contient aussi.

e) TIGE HYPOCOTYLÉE. — Alcaloïde localisé dans l'épiderme, le parenchyme cortical, le liber et la moelle; en très grande quantité dans cette dernière.

TIGE ÉPICOTYLÉE. — Même localisation, mais abondance énorme dans les couches sous-épidermiques et dans les couches les plus centrales du parenchyme cortical, ainsi que dans l'épiderme.

TIGE ADULTE (pl. I, fig. 1). — Nous retrouvons l'alcaloïde dans le liber et la moelle. Dans le parenchyme cortical, il est particulièrement abondant près des arcs sclérenchymateux; enfin, il y en a à l'extrémité externe des rayons médullaires.

f) Le POINT VÉGÉTATIF DE LA TIGE est bourré d'alcaloïde dans toute son étendue. Notons que les nombreux poils qui préservent le sommet végétatif ne contiennent pas d'alcaloïde, celui-ci se localisant dans la cellule basale de chacun d'eux. Les ébauches des feuilles, les mamelons foliaires, les bourgeons axillaires ont donné des précipités remarquables. Mais dans toutes les parties du point végétatif considéré dans son ensemble, c'est à la périphérie que nous rencontrons le plus d'alcaloïde.

g) FEUILLE (pl. I, fig. 3). — L'alcaloïde est très répandu dans les épidermes et le parenchyme du limbe, ainsi que dans le parenchyme de la nervure médiane de la feuille jeune. Dans la feuille adulte, même localisation, avec ces restrictions : quantité plus considérable dans les parenchymes du limbe et disparition dans le parenchyme de la nervure médiane; tout au plus y a-t-il encore un précipité dans quelques cellules situées latéralement à la nervure; l'alcaloïde du parenchyme de la nervure principale de la feuille jeune semble avoir émigré dans celui du limbe de la feuille adulte.

h) Graine. — Rien dans le tégument. Beaucoup dans les cotylédons. Assez bien dans la radicule et la plumule.

2° Albizzia.

Plusieurs *Albizzia* sont signalés par Greshoff (1890, 1900) comme vénéneux, soit qu'ils contiennent des glycosides, soit qu'il s'y trouve des traces d'alcaloïdes.

Albizzia lophantha ne nous a donné aucune réaction d'alcaloïde.

Nous avons aussi examiné deux fragments de la tige d'*Albizzia anthelminthica*, l'un venant du Somaliland, l'autre de la colonie d'Érythrée; il est malaisé d'obtenir des échantillons de cette espèce, qui est des plus rares dans les collections et qui n'existe pas dans les serres. L'étude de ces fragments — que nous devons à l'extrême obligeance de M. le Profʳ Pirotta, directeur du Jardin botanique et du Musée de Rome — offrait un intérêt spécial : en effet, cette espèce trouverait son application thérapeutique dans l'ankylostomiase, et il était désirable de vérifier si elle contient une substance active et si celle-ci est de nature alcaloïdique.

Greshoff (1900), en citant l'*Albizzia anthelminthica* parmi les plantes vénéneuses, croit à la présence en elle de la saponine, qui est un glycoside.

Pour élucider la question d'une façon rigoureusement sûre, voici comment nous avons expérimenté. Les tiges examinées devaient être ramollies pour que nous puissions y pratiquer des coupes; en les plaçant dans l'eau, nous risquions fort, les tissus étant morts, de faire passer l'alcaloïde dans l'eau même, par conséquent de ne pas obtenir de réaction dans les tissus ou de procéder à une localisation erronée par suite d'imprégnation. Nous avons donc procédé de deux façons : 1° nous avons fait des coupes dans l'écorce sèche, et 2° des coupes dans l'écorce ramollie à l'eau tiède à laquelle se trouvait mêlé le réactif, IKI dans un cas, acide picrique dans l'autre cas; de la sorte, au moment même où l'écorce était plongée dans l'eau, l'IKI ou l'acide picrique provoquait un précipité instantané dans les tissus, où il ne nous restait plus qu'à pratiquer les coupes. Dans le cas de la présence d'un précipité, l'alcool tartrique nous apprendrait s'il s'agit d'un alcaloïde ou non.

Cette façon de faire, que nous devons aux conseils de M. Errera, nous a appris que, *fort probablement*, il n'y a pas d'alcaloïde dans cette espèce; de nombreuses coupes ramollies dans l'eau additionnée d'IKI ou d'acide picrique, ainsi que des coupes dans l'écorce sèche avec tous les réactifs généraux, ne nous ont donné aucun précipité. Étant donné l'intérêt de cette espèce, il serait désirable d'étudier des plantes très jeunes.

⁂

Concernant la tribu des Acaciées, Greshoff (1900) et Dragendorff renseignent plusieurs *Acacia* comme vénéneux. Nous en avons examiné deux espèces :

3° Acacia farnesiana.

Nous devons à l'obligeance de M. le Prof^r Massart, un fragment desséché de tige d'*Acacia farnesiana*, tiré des collections du Jardin botanique de Bruxelles. Ce fragment a été ramolli dans l'eau, par un bain d'une couple d'heures. Comme nous le disions plus haut, ce séjour à l'eau d'un tissu mort peut provoquer le passage de l'alcaloïde dans le liquide et être cause d'une localisation erronée. Cependant ici, nous avons, par nos coupes transversales et longitudinales dans l'écorce, coupes soumises au contrôle par l'« alcool tartrique », conclu à la présence d'un alcaloïde et nous avons tout lieu de croire que notre localisation est exacte, en constatant que la base siège aux endroits où d'habitude on la rencontre chez les végétaux : épiderme, parenchyme cortical et liber; la quantité en est peu importante.

Une jeune plante vivante, représentant un second spécimen d'*Acacia farnesiana*, haute de 4 à 5 centimètres, nous a laissé voir quelques traces d'alcaloïde dans la racine, localisées dans quelques cellules du parenchyme cortical sous l'assise pilifère et près de l'endoderme, dans quelques cellules endodermiques et libériennes. Quant à la tige de cette plantule, elle ne contenait absolument pas d'alcaloïde.

D'autre part, nous avons pu examiner aussi quelques graines de cette espèce. Les téguments ne contiennent pas d'alcaloïde. Quant aux cotylédons, à la plumule et à la radicule, nous n'y avons obtenu aucun précipité; il est donc fort probable que la graine n'est pas alcaloïdifère.

C'est donc à la tige adulte qu'il faudra s'adresser pour extraire l'alcaloïde. Toutefois, nous ferons remarquer que, si la quantité de celui-ci est minime dans le fragment de tige âgée étudié, cela tient peut-être à ce que ce fragment était mort depuis longtemps; il se pourrait, en effet, que l'alcaloïde siégeât encore ailleurs dans la tige fraîche et en plus grande quantité : car c'est une condition importante, pour la localisation exacte, que l'état de fraîcheur absolue de la plante considérée. Cependant, la tige vivante de la plante jeune ne contenait pas d'alcaloïde et la racine n'en possédait que des traces, ainsi que nous l'avons vu; d'autre part, Greshoff (*loc. cit.*) n'avait déjà trouvé, macrochimiquement, que de très faibles quantités d'alcaloïde dans l'écorce des divers *Acacia* qu'il a soumis à ses investigations, entre autres *A. farnesiana*.

4° Acacia tenerrima.

D'après Greshoff (1900), un alcaloïde, donnant un précipité avec IKI, acide picrique dilué, tannin, etc., et une coloration jaune avec $H^2SO^4 + HNO^3$, a été extrait par voie macrochimique de l'écorce de cette espèce. C'est la première base végétale qui fut retirée d'une plante appartenant à ce genre.

Nous devons encore à M. Massart un morceau de tige desséchée. L'alcaloïde y est localisé comme dans l'espèce précédente : on le trouve dans l'épiderme, le parenchyme cortical, et surtout le liber.

Les remarques que nous avons faites pour l'*Acacia farnesiana* s'appliquent évidemment à l'*Acacia tenerrima*.

§ 2. — CÉSALPINIOIDÉES

Cette sous-famille comprend plusieurs tribus. Nous n'avons disposé que de représentants des tribus des Amherstieae (*Tamarindus indica*) et des Kramerieae (*Krameria triandra*).

Le nombre d'espèces vénéneuses dans cette sous-famille ne semble pas considérable, et parmi celles qui sont connues, peu sont alcaloïdifères. D'après Greshoff et Dragendorff, on ignore si *Caesalpinia Bonducella* et *C. pulcherrima* sont vénéneux ou non; certains *Gleditschia* contiendraient un principe actif et celui de *Gleditschia triacanthos* serait un alcaloïde. Nous n'avons pu faire germer les graines que nous possédions de cette dernière espèce, malgré de multiples tentatives. Quant aux graines mêmes, nous n'avons pas pu distinguer nettement si nous y obtenions des réactions. Certains *Cassia* pourraient aussi passer pour vénéneux, ainsi que des *Bauhinia*. La seule espèce où il est bien évident qu'il existe un alcaloïde est l'*Erythrophlaeum guineense*, qui contient l'Érythrophléine et dont nous eussions volontiers fait l'étude; mais nous ne sommes pas parvenu à nous en procurer un exemplaire.

1° Tamarindus indica.

Les coupes transversales et longitudinales faites dans toutes les parties de la plante ne nous ont donné aucun précipité avec les réactifs généraux des alcaloïdes.

2° Krameria triandra.

Nous en avons étudié la racine, qui est utilisée en pharmacie sous le nom de « racine de Ratanhia »; on l'emploie en décoction ou en extrait contre la dysentérie, en vertu de ses propriétés astringentes; elle contiendrait beaucoup de tannins.

La racine que nous avons observée était desséchée, et les remarques que nous avons faites au sujet d'*Albizzia anthelminthica* et d'*Acacia farnesiana* doivent se répéter ici.

L'essai des différents réactifs généraux des alcaloïdes ne nous a donné aucun résultat au point de vue qui nous intéresse. Nous ne croyons pas avoir observé la présence de précipités alcaloïdiques.

§ 3. — PAPILIONOIDÉES

Parmi les nombreuses tribus et sous-tribus de cette importante sous-famille, nous avons choisi des espèces diverses. Beaucoup de localisations ont été déjà faites dans cette sous-famille, mais isolément (voyez dans le tableau ci-dessus *Cytisus*, *Genista*, etc.). D'autre part, il est assez malaisé de se procurer ou de faire germer beaucoup de Papilionoidées qui contiennent ou pourraient contenir un principe actif. Nous avons été amené à reprendre des études déjà faites (*Cytisus*, *Spartium*, *Anagyris*, certains *Lupinus*), mais pour les compléter; cependant, plusieurs des localisations suivantes : *Lupinus*, *Erythrina*, *Sophora*, *Genista*, etc., n'avaient pas été faites précédemment.

Les résultats obtenus par nous, ajoutés à ceux des auteurs qui se sont occupés précédemment de ce sujet, permettent dès à présent de généraliser nos connaissances; même dans les cas où nous aurons à signaler quelque particularité, nous retrouvons les mêmes dispositions générales.

1° Sophora tomentosa.

D'après Dragendorff, plusieurs *Sophora* contiennent un alcaloïde qui est de la cytisine (*S. tomentosa*, *S. sericea*, *S. angustifolia*) ou une base inconnue (*S. Wightii*), ou se rapprochant de la cytisine (*S. speciosa*). Greshoff (1890) rappelle que, d'après Plugge, il y a de la cytisine dans les graines de *S. secundiflora*, *S. tomentosa* et dans *S. flavescens*; pour Rauwerda, il y en aurait aussi dans *S. tetraptera*. Enfin, Brühl attribue à Nagai l'extraction d'un alcaloïde, la matrine, des racines de *S. angustifolia*, alcaloïde qui serait un isomère de la lupanine.

Plus tard, Greshoff (1900) a réétudié *Sophora tomentosa*, qui était autrefois utilisé dans la médecine de l'île de Java, et a extrait de ses semences et de ses feuilles un alcaloïde peu abondant, qui donnait avec l'acide picrique dilué un précipité manifeste.

Nous avons à notre tour, mais au point de vue de la localisation microchimique, observé *Sophora tomentosa*. Les réactions de la base qui y est renfermée sont :

IKl : précipité brun rouge;
Iodure de Bi et de K : précipité orange vif;
Eau bromée : coloration jaune;
$HgCl^2$: précipité blanc;
Acide picrique : précipité jaune.

En voici la localisation :

a) Graine. — Tégument (pl. III, fig. 10) : un peu d'alcaloïde dans les couches externe et moyenne. Cotylédons : beaucoup dans le parenchyme et les épidermes. Embryon : assez bien dans toute son étendue.

b) Racine (pl. III, fig. 11). — Beaucoup dans le parenchyme cortical, le cambium, le liber, les rayons médullaires.

c) Cotylédons, après germination. On constate, dans toute leur étendue, les restes de l'alcaloïde abondant qui existait dans les cotylédons de la graine non germée.

d) Tige (pl. III, fig. 12). — Beaucoup, partout : dans l'épiderme, le parenchyme cortical (principalement sous l'épiderme, près du sclérenchyme et entre les faisceaux), dans le liber, les rayons médullaires et la moelle.

e) Feuille. — Beaucoup dans les deux épidermes et dans le parenchyme lacuneux autour de la nervure médiane. Bien que la chlorophylle empêche d'apercevoir nettement le précipité, il nous a paru voir de l'alcaloïde dans les parenchymes du limbe.

2° Anagyris foetida.

L'anagyrine, assez bien connue (Brühl), a, dans les tissus végétaux, les réactions suivantes :

IKI : précipité brun kermès granuleux;
Fe^2Cl^6 : coloration jaune orangé;
Iodure de Bi et de K : précipité brun rougeâtre;
Iodure de Hg et de K : précipité blanc jaunâtre;
Acide phosphomolybdique : précipité blanc jaunâtre;
Acide picrique : précipité jaune;
Eau bromée : coloration jaune pâle.

La localisation de l'anagyrine dans *Anagyris foetida* a été bien faite par Guérin, dont nous avons, en guise de contrôle, refait les observations. Voici les résultats obtenus par Guérin :

Racine. — Dans la plantule, alcaloïde abondant dans toutes les parties, sauf dans les vaisseaux du bois et dans les fibres du liber ; au fur et à mesure que la plante avance en âge, l'alcaloïde disparaît de la moelle et s'accumule d'abord autour du cylindre central, puis en dehors de l'anneau de liège, puis dans les couches les plus externes du parenchyme cortical.

Tige. — Aussi bien dans l'hypocotyle que dans l'épicotyle, l'alcaloïde est, chez la plantule, localisé dans l'épiderme, le parenchyme cortical, la moelle, le liber. Dans une tige plus âgée, il disparaît de la moelle et s'accumule dans le parenchyme cortical.

Feuille. — C'est l'épiderme qui est le plus riche; il y a aussi de l'anagyrine dans les parenchymes du limbe, dans le parenchyme des rayons médullaires et dans le liber de la nervure médiane.

FLEUR. — Pétales : un peu dans l'épiderme et dans le parenchyme. — Calice : beaucoup dans l'épiderme externe, des traces dans l'épiderme interne et dans le parenchyme.

GRAINE MÛRE. — Beaucoup dans les épidermes et le parenchyme des cotylédons.

Nous avons complété ces recherches de Guérin, en observant la coiffe et le point végétatif de la racine, ainsi que le point végétatif de la tige :

a) COIFFE. — Alcaloïde abondant partout, mais principalement dans les couches cellulaires périphériques et à l'extrémité.

b) POINT VÉGÉTATIF DE LA RACINE. — Beaucoup d'anagyrine dans toute son étendue.

c) POINT VÉGÉTATIF DE LA TIGE. — Idem; les mamelons foliaires et les bourgeons axillaires, ainsi que les poils qui entourent le sommet végétatif, sont particulièrement riches en anagyrine.

3° Thermopsis fabacea.

Guérin, s'étant demandé si les réactions obtenues par lui dans *Anagyris foetida* réussiraient dans d'autres Papilionoïdées, a constaté l'existence d'un alcaloïde dans la tige et la feuille de *Thermopsis fabacea* et de *T. lanceolata* (action des réactifs généraux, contrôle par l'alcool tartrique). Nous avons repris en détail l'étude de *Thermopsis fabacea* adulte.

Les réactions sont les suivantes :

IKI : précipité brun rougeâtre; il est bon d'ajouter du carbonate d'ammonium, recommandé par Clautriau (1894).

Iodure de Bi et de K : précipité rouge.

Fe^2Cl^6 : coloration brun roux.

$HgCl^2$: précipité blanc.

Acide picrique : précipité blanc jaunâtre.

a) RACINE. — Elle contient beaucoup d'amidon que l'IKI colore et qui rend les observations malaisées; l'addition de carbonate d'ammonium éclaircit favorablement la préparation. On constate que l'alcaloïde, qui d'après Rauwerda serait de la cytisine, est abondant dans le parenchyme cortical, et en quantité moindre dans la moelle, les rayons médullaires et le liber.

b) TIGE. — Précipité abondant dans l'épiderme, le parenchyme cortical (surtout sous l'épiderme et dans ses couches les plus internes) et à l'extrémité externe des rayons médullaires.

c) FEUILLE. — Grande quantité dans les deux épidermes, dans le parenchyme du limbe, dans le parenchyme et le liber des nervures.

d) GRAINE. — Les cotylédons, la plumule et la radicule contiennent de l'alcaloïde en abondance. Quant au tégument, nous avons obtenu des précipités assez fournis dans ses couches les plus internes.

4° Baptisia australis.

Plugge (1892) avait extrait de la cytisine de diverses espèces de *Baptisia* (*B. alba*, *B. leucantha*, *B. australis*, *B. tinctoria*, *B. versicolor*). Guérin (l. c.) a fait une localisation sommaire dans la tige et la feuille de *B. australis*, et a vu un précipité dans le fruit et l'ovule.

L'alcaloïde de *B. australis* et de *B. tinctoria* a été aussi nommé « baptitoxine », et différents auteurs l'ont considéré comme étant de la cytisine. Voici les réactions que nous avons constatées *in situ*, ainsi que *in vitro* (baptitoxine de Merck, à Darmstadt) :

IKI : précipité brun kermès granuleux;
Acide phosphomolybdique : précipité jaune;
Eau bromée : coloration orangée;
Iodure de Bi et de K : précipité rouge brun;
Fe^2Cl^6 : coloration violet foncé;

$HgCl^2$: précipité blanc jaunâtre ;
Acide picrique : précipité jaune vif ;
Acétate de plomb : coloration jaune vif magnifique ; cette réaction n'est pas instantanée, et il faut, pour bien la voir, masquer le miroir du microscope avec la main.

Ces réactions permettraient-elles de déduire si l'on a affaire à de la cytisine ou de la baptitoxine, ou si les deux produits sont identiques ? Toutes celles que nous venons de signaler, à l'exception de la dernière, correspondent exactement aux réactions que l'on obtient avec la cytisine. Toutefois, nous ne connaissons pas, et aucun auteur ne signale la réaction de l'acétate de plomb pour la cytisine ; on pourrait alors supposer que la baptitoxine existe dans le *Baptisia australis*, seule ou simultanément avec la cytisine, et qu'elle présenterait les mêmes réactions que celle-ci, mais qu'elle aurait en propre la réaction jaune vif susindiquée.

Quant à la localisation, l'alcaloïde se trouve comme suit dans un *Baptisia australis* adulte :

a) Tige. — Épiderme, parenchyme cortical, liber, rayons médullaires.
b) Feuille. — Épidermes, parenchyme, surtout à la nervure principale ; liber de cette nervure.
c) Gousse verte. — Épicarpe (beaucoup), mésocarpe (un peu), funicule ; liber des faisceaux.

5° Lupinus.

Les alcaloïdes extraits macrochimiquement des Lupins sont la lupanine, la lupinine et la lupinidine. Au point de vue de la localisation microchimique, nous avons observé :

L. luteus . . .	qui, d'après	Brühl, contient	lupinine et lupinidine.
L. angustifolius .	—	—	lupanine.
L. polyphyllus. .	—	—	lupanine.
L. albus . . .	—	—	lupanine.
L. mutabilis . .	—	—	lupanine.
L. micranthus. .	dont l'alcaloïde n'a pas pu être déterminé.		

On trouvera des notions très détaillées sur la lupanine, la lupinidine et la lupinine dans le traité de Brühl sur les alcaloïdes végétaux. Dans les localisations que nous avons faites, nous n'avons eu recours qu'aux réactifs généraux des alcaloïdes; dans l'exposé de nos résultats, nous ne séparerons pas les trois bases, car l'emploi des réactifs généraux ne permet pas de faire une distinction entre elles. Il nous semble qu'une étude microchimique approfondie sur la lupanine, la lupinine et la lupinidine, *in situ* et *in vitro*, prises isolément, puis mêlées, ainsi que l'essai de réactifs spéciaux que l'étude ferait sans doute découvrir, permettraient de trouver des réactions particulières à chacun de ces produits, et qu'alors peut-être leur localisation pourrait être effectuée.

M. Errera (1889) a localisé l'alcaloïde de *Lupinus elegans* dans les cotylédons : le précipité s'observe dans l'épiderme et dans le parenchyme, surtout autour des faisceaux fibrovasculaires; il existe aussi dans les feuilles, surtout dans l'épiderme de la face supérieure.

Clautriau (1894) a étudié la graine de *L. albus* sans obtenir de résultat net; d'après lui, il y aurait de l'alcaloïde surtout dans les cotylédons, peut-être aussi dans la plumule, et rien dans le tégument. (Voir nos résultats plus loin.)

Van Dyck a fait d'intéressantes recherches sur la localisation de l'alcaloïde dans *L. luteus*, relativement à la germination; voici le résumé de ses observations : dans la graine, les cotylédons sont gorgés d'alcaloïde, qui disparaît bientôt après la germination; la présence de l'alcaloïde est localisée à des cellules placées autour des faisceaux et dans l'épiderme; en envisageant la racine, l'hypocotyle et la feuille, à des époques différentes à partir de la germination, on constate que, plus la plante vieillit, plus la base disparaît du parenchyme cortical, de l'épiderme et de la moelle, pour se diriger vers le phloème; les cellules-compagnes en sont en grande partie remplies; il y en a beaucoup moins dans les tubes criblés.

Ces travaux étant les seuls publiés, la localisation des alcaloïdes dans les Lupins était donc loin d'être complète jusqu'aujourd'hui. Nous donnons ci-dessous le détail de nos recherches personnelles sur les espèces précitées.

a) RACINE. — Chez *Lupinus mutabilis* : précipité abondant dans tout le parenchyme cortical, dans le cambium, l'endoderme, le liber, le parenchyme ligneux, la moelle, les rayons médullaires, c'est-à-dire dans tous les tissus.

Chez *Lupinus angustifolius* : beaucoup dans le parenchyme, surtout autour des faisceaux; un peu dans quelques cellules du liber et de l'endoderme.

Lupinus micranthus : idem; mais en quantité beaucoup moindre.

Lupinus luteus : idem; de plus, un peu d'alcaloïde dans les rayons médullaires.

Lupinus polyphyllus : grande abondance aux mêmes endroits.

b) TIGE. — L'alcaloïde, dans la tige hypocotylée de *Lupinus mutabilis,* siège dans l'épiderme, le parenchyme cortical (surtout dans les couches profondes), les rayons médullaires (surtout près du bois), le liber (un peu).

La tige épicotylée nous montre une localisation semblable. Si nous considérons des tiges plus âgées de ce Lupin, nous constatons que l'alcaloïde devient de plus en plus abondant vers les couches externes du parenchyme cortical et dans l'épiderme.

Chez *L. angustifolius,* même localisation, avec cette différence que l'alcaloïde du parenchyme cortical des tiges hypo- et épicotylée se concentre particulièrement autour des faisceaux. De plus, dans cette espèce, la tige épicotylée porte des poils dont la cellule basale est remplie d'alcaloïde.

La localisation dans l'épicotyle et l'hypocotyle de *L. micranthus, L. luteus, L. polyphyllus, L. albus* est identique à celle que nous avons notée chez *L. mutabilis.*

L'alcaloïde est abondant chez tous ces Lupins, sauf chez *L. micranthus* et *L. polyphyllus,* où il y en a relativement peu.

c) PÉTIOLE. — Chez tous les Lupins étudiés, le principe actif est généralement localisé, en plus ou moins grande quantité, dans l'épiderme, le parenchyme, le liber et la moelle. Chez *L. angustifolius,* il y a cependant accumulation plutôt dans les couches sous-épidermiques et autour des faisceaux, tandis que chez *L. micranthus*, c'est dans l'épiderme que l'alcaloïde est le plus abondant.

d) Feuille. — En général, chez tous ces Lupins, l'alcaloïde est situé dans les deux épidermes (le plus dans l'épiderme de la face inférieure) et dans le parenchyme et le liber de la nervure médiane. Il existe aussi dans les parenchymes du limbe, mais sa présence est masquée par la chlorophylle; l'alcaloïde y apparaît sous la forme d'un fin pointillé entourant chaque chloroplaste, formant ainsi un délicat réseau.

Chez *L. albus*, nous le trouvons aussi dans les cellules basales des poils qui recouvrent les feuilles.

e) Cotylédons. — *L. angustifolius*, *L. polyphyllus*, *L. albus* : alcaloïde en grande quantité dans l'épiderme, le parenchyme et le liber des faisceaux.

f) Point végétatif de la tige. — Chez *L. albus*, le point végétatif de la tige est des plus riches en alcaloïde, et dans toute son étendue, ainsi que tous les organes qui en naissent.

Chez *L. mutabilis*, il en est de même. Nos coupes longitudinales semblent nous indiquer que l'alcaloïde, logé dans les cellules de la tige immédiatement en dessous du territoire du point végétatif, est amené, au fur et à mesure que le point végétatif s'élève, par les jeunes éléments libériens et vasculaires qui en sont remplis; en effet, ces éléments, non encore ou à peine différenciés, avec leur abondant précipité, se détachent nettement, comme une traînée sombre, sur le fond parenchymateux, plus lâche et moins riche en alcaloïde.

g) Fleur. — Chez *L. luteus*, alcaloïde localisé dans les endroits suivants : les deux épidermes (beaucoup) et le parenchyme (traces) de l'étendard, des ailes, de la carène ; tout le tissu des étamines et du tube staminal, ainsi que du pistil (en grande quantité); épiderme externe du calice (un peu).

h) Gousse verte. — Chez *L. luteus*. Précipité observé dans épicarpe, y compris les cellules basales des poils; le mésocarpe; l'endocarpe; le parenchyme entourant les faisceaux qui se rendent aux ovules; le liber des faisceaux; le parenchyme des funicules.

i) Graines. — Nous avons examiné les semences de *L. mutabilis*, *L. albus*, *L. polyphyllus*, *L. angustifolius*. L'alcaloïde ne se rencontre pas dans les téguments; il est extrêmement abondant dans le parenchyme. les épidermes et le liber des cotylédons; dans la radicule et la plumule, il existe en grande abondance dans toute l'étendue de la future moelle et du futur parenchyme.

6° Spartium junceum et Genista canariensis.

Depuis la découverte macrochimique de la spartéine par Stenhouse, aucune localisation n'en avait été faite; Audemard entreprit de fixer le siège de cette base dans les principales Génistées : *Sarothamnus scoparius*, *Genista purgans*, *G. tinctoria*, *G. scorpius*, *G. candicans (= Cytisus candicans)*, *G. pilosa*, *G. andraeana*, *G. horrida*, *Spartium junceum*, etc.
Les réactions sont les suivantes :

IKI : précipité brun kermès;
Iodure de Hg et de K : précipité blanc opalescent;
Phosphomolybdate de soude : précipité blanc;
Iodure de Cd : idem;
$HgCl^2$: idem;
Acide picrique : précipité jaune;
Eau bromée : précipité rouge-brique, soluble dans l'hyposulfite de soude;
Sulfosélénite d'amm. : coloration rose, puis rouge.

Voici le résumé des localisations d'Audemard :

Racine de *Sarothamnus scoparius*, *Genista sagittalis*, *G. germanica*, *G. scorpius*, *Spartium junceum*. Dans la racine jeune, l'alcaloïde se trouve dans quelques cellules du parenchyme et de l'endoderme et abonde dans les parties voisines du cylindre central. Dans les racines âgées, il émigre des parties profondes vers le liber et il diminue en même temps fortement de quantité.

Tige de *Sarothamnus scoparius*, *Spartium junceum*, *Genista tinctoria*, *G. purgans*, *G. andraeana*, *G. candicans*, *G. sagittalis*, *Retama monosperma*, *R. sphaerocarpa*. Alcaloïde dans l'épiderme, le parenchyme cortical, le liber, la moelle, des tiges jeunes. Dans les tiges où se forme du suber, l'alcaloïde disparaît de l'épiderme. Dans les tiges âgées, il n'y a plus de spartéine que dans le liber et le parenchyme cortical.

Les tiges de *G. scorpius*, *G. germanica* et *G. horrida* ne contiennent pas d'alcaloïde.

Feuille des mêmes espèces que pour la tige. Alcaloïde abondant dans les deux épidermes, dans la couche sous-épidermique inférieure; dans quelques cellules du parenchyme lacuneux, surtout près de la nervure médiane et dans le liber de celle-ci. Les poils âgés ne contiennent pas d'alcaloïde; il y en a un peu dans les poils jeunes.

Fleur de *Sarothamnus scoparius*, *Spartium junceum*, *Genista sagittalis*. C'est là qu'il y a le moins de spartéine.

Calice : les deux épidermes, surtout l'interne, et autour des faisceaux libéro-ligneux.

Corolle : les deux épidermes des différentes pièces, mais surtout de l'étendard, et dans quelques cellules de leur parenchyme.

Étamines : un peu dans le filet, beaucoup dans les anthères.

Les cellules alcaloïdifères sont généralement plus nombreuses près des points d'insertion des pièces florales.

Fruit et graine de *Spartium junceum*, *Sarothamnus scoparius*, *Retama sphaerocarpa*.

Gousse : les deux épidermes et quelques cellules du parenchyme cortical, surtout près des faisceaux.

Graine : beaucoup dans les cotylédons et dans la radicule; rien dans les téguments.

Dans les graines en voie de développement, où il y a encore de l'albumen, l'alcaloïde est répandu dans presque toutes les cellules de celui-ci.

Nous avons repris les recherches d'Audemard sur le *Spartium junceum*, non pas en vue d'un contrôle, mais pour avoir l'occasion d'étudier la coiffe, les points végétatifs et les cotylédons verts, dont l'auteur ne fait pas mention.

Toutefois, de la répétition que nous avons faite, nous donnons les dessins suivants, qui ne correspondent pas toujours absolument avec les observations d'Audemard :

Pl. II, fig. 4. — Coupe transversale de la racine. Même localisation que celle d'Audemard avec, en outre, présence d'alcaloïde dans quelques cellules de la moelle (notre exemplaire était sans doute plus jeune). Les coupes longitudinales nous semblent préférables ici, à cause de la longueur des cellules du parenchyme.

Pl. II, fig. 5. — Coupe transversale de la feuille. Alcaloïde dans les deux épidermes, surtout le supérieur, et dans le liber de la nervure médiane. Plus heureux qu'Audemard, nous avons pu voir un précipité dans le tissu palissadique; mais l'amidon nous a rendu fort douteuse l'observation des tissus lacuneux.

Pl. II. fig. 6. — Coupe transversale de l'hypocotyle. Nos résultats concordent avec ceux d'Audemard. Si nous observons une tige plus âgée, nous remarquons une forte diminution de la quantité d'alcaloïde contenue dans l'épiderme et une forte augmentation dans le parenchyme cortical et le liber.

a) Cotylédons verts (pl. II, fig. 7). — Alcaloïde très abondant dans les deux épidermes, le parenchyme palissadique, la couche sous-épidermique inférieure, le liber des faisceaux.

b) Coiffe (pl. II, fig. 8 et 9). — Beaucoup d'alcaloïde dans toute son étendue, mais surtout vers la périphérie et vers le bout.

c) Point végétatif de la tige. — Très riche en base, surtout le sommet. C'est principalement dans l'épiderme et les couches sous-épidermiques de cette région que la réaction est intense.

d) Point végétatif de la racine (pl. II, fig. 8 et 9). — Précipité dans quelques cellules éparses, surtout vers la périphérie.

Parmi les espèces de *Genista* étudiées jusqu'ici ne figure pas *Genista canariensis.* Une coupe faite dans la tige nous avait donné avec IKI un précipité que l'action de l' « alcool tartrique » nous a fait reconnaître comme étant de nature alcaloïdique.

a) Racine. — Alcaloïde dans le liber, l'endoderme et les couches sous-endodermiques ; un peu dans le parenchyme cortical.

b) Tige. — Beaucoup dans l'épiderme et le parenchyme vert ; un peu dans le parenchyme cortical (pl. III, fig. 13).

c) Feuille. — Beaucoup dans les deux épidermes, surtout dans le supérieur. Invisible ailleurs.

Le seul exemplaire dont nous disposions mesurait environ 1 décimètre de hauteur.

7° Cytisus.

Les empoisonnements par les Cytises ont été de tous temps fréquents ; déjà, en 1818, Chevalier et Lassaigne avaient extrait la cytisine de *Laburnum vulgare ;* mais cette base ne fut isolée à l'état pur que par Husemann et Marmé, en 1865. De nombreux travaux chimiques ont été faits depuis sur la cytisine, que l'on a rencontrée dans une foule d'autres espèces des genres *Cytisus, Genista*, *Sophora, Ulex*, etc.

En 1887, Cornevin avait reconnu macrochimiquement que toutes les parties de *Laburnum vulgare* sont vénéneuses, mais que les feuilles et les gousses présentent des variations saisonnières résultant de la migration du poison vers la graine ; que de plus le toxique n'est pas détruit par la germination, mais se retrouve dans la tigelle et la radicelle.

Rosoll, en 1890, fit la première localisation microchimique dans *Laburnum vulgare*, et reconnut la présence de l'alcaloïde dans le parenchyme cortical (surtout près des faisceaux) et dans la partie centrale, dans la moelle du tronc et de la tige, dans l'épiderme et les trichomes des feuilles, dans l'anthère et le filet, dans les gousses et les téguments de la graine, mais généralement en très petite quantité ; il constata également que les tissus de la tige sont plus toxiques en mai qu'en février.

Guérin a repris cette étude et l'a étendue à *Laburnum vulgare* et à de nombreuses espèces de *Cytisus* (*C. capitatus*, *C. sessilifolius*, *C. proliferus*, *C. alpinus*, *C. Alschingeri*, *C. Weldeni*, *C. Adami*, *C. hirsutus*, *C. monspessulanus*, *C. Calycotome*, *C. purpureus*). Nous résumons ici ses résultats. L'alcaloïde est localisé comme suit :

Racine. — Parenchyme cortical, endoderme, rayons médullaires, liber.

Tige hypocotylée. — Épiderme, parenchyme cortical, moelle. Dans la tige épicotylée, la localisation est la même, mais il y a tendance à gagner la périphérie.

Tige agée. — Quand le phellogène est né, il n'y a plus rien dans l'épiderme ; l'alcaloïde abonde dans le phelloderme et le parenchyme cortical. Il y en a un peu dans la moelle et le liber.

Feuille. — Il y en a dans l'épiderme et le parenchyme environnant la nervure médiane. La présence de l'alcaloïde est douteuse dans le limbe; cependant, on constate le précipité dans les feuilles très jeunes.

Fleur. — Corolle : épiderme et parenchyme, avec accumulation autour des faisceaux et dans les couches sous-épidermiques, ainsi qu'à la base des pétales. Calice : idem. Tube staminal : épiderme et parenchyme.

Fruit. — Jeune : épicarpe et mésocarpe. Agé : beaucoup dans l'épicarpe, peu dans le mésocarpe ; accumulation autour des faisceaux qui se rendent aux ovules.

Ovules. — Téguments, albumen, embryon. Avec le développement de l'ovule, il y a concentration de la cytisine dans les cotylédons et disparition dans les téguments.

Graine mûre. — Épiderme et parenchyme des cotylédons, radicule. Rien dans les téguments.

Nous avons complété cette étude en observant :

a) Le point végétatif de la tige de *Laburnum vulgare* (pl. III, fig. 14 *a* et *b*) et de *Cytisus capitatus*. Ces points végétatifs contiennent beaucoup d'alcaloïde, dans toute leur étendue et dans toutes leurs parties.

Nous avons aussi jeté un coup d'œil sur *C. attleyanus*, que Guérin ne cite pas. Voici nos résultats :

b) Racine. — Précipité abondant dans tout le parenchyme cortical. Dans une racine âgée, nous constatons la diminution de la cytisine dans le parenchyme et son accumulation dans l'endoderme.

c) Tige épicotylée. — Beaucoup dans l'épiderme, moins dans le parenchyme (surtout dans les couches sous-épidermiques), la moelle, les rayons médullaires et le liber.

d) Feuille. — Un peu dans les deux épidermes et dans le parenchyme.

e) Cotylédon. — Beaucoup dans les épidermes et le parenchyme palissadique (surtout immédiatement sous l'épiderme), moins dans le parenchyme lacuneux et le liber.

Il est intéressant de rappeler les travaux de trois auteurs sur *Laburnum vulgare*, ceux de Van Dyck, de Van Gulick et de Russell.

Van Dyck étudie la répartition de la cytisine pendant la germination. Ses résultats concordent avec ceux de Guérin. Au cours du développement de la plantule, il constate une énorme diminution de la quantité d'alcaloïde des cotylédons, au fur et à mesure qu'une augmentation se produit dans l'hypocotyle et dans la jeune racine ; dans ceux-ci, la cytisine a d'abord occupé l'épiderme, puis elle revient se déposer dans les tissus sous-jacents.

Van Gulick a refait l'étude complète de *Laburnum vulgare* et a confirmé les résultats précédents.

Russell localise la cytisine comme suit dans la même espèce : un peu dans les racines (phelloderme et liber), beaucoup dans les tiges et surtout dans les rameaux à courts entrenœuds, d'où naissent les inflorescences (prédominance dans le liber et la moelle) ; quantité énorme dans les graines.

8° Melilotus officinalis.

Dragendorff ayant émis l'idée que la semence de *Melilotus officinalis* devait être vénéneuse, nous avons recherché si ces graines et la plante elle-même contiennent un alcaloïde. Le résultat a été négatif.

9° Trifolium.

Cornevin attribue des empoisonnements de bestiaux à des espèces du genre *Trifolium*, et Dessart a fait la même remarque.

Trifolium elegans, *T. rubens* et *T. striatum*, que nous avons examinés, ne contiennent pas d'alcaloïde; si donc l'une ou l'autre de ces espèces est vénéneuse, elle le doit à d'autres principes.

10° Lotus Jacobaeus.

Nous n'avons pas étudié cette espèce; mais M. Errera, au cours de recherches faites il y a quelques années, a examiné les graines de *Lotus Jacobaeus* sans y découvrir d'alcaloïde.

11° Indigofera floribunda.

Nos recherches ne nous ont rien révélé au point de vue des alcaloïdes.

12° Astragalus glycyphyllos.

Cité par Greshoff (900) parmi les plantes vénéneuses. D'après nos recherches, il ne s'agit pas d'alcaloïde.

13° Hedysarum coronarium.

Aucune trace d'alcaloïde.

14° Coronilla.

Greshoff (1900) signale plusieurs *Coronilla* (*C. Emerus*, *C. varia*, *C. scorpioides*, *C. montana*, etc.) comme vénéneuses et contenant de la coronilline qui serait un glycoside. D'autre part, Dragendorff croit que plusieurs espèces doivent contenir un alcaloïde, qui serait plus ou moins semblable à la cytisine. Cornevin précise davantage : *C. emerus*, *C. scorpioides* sont purgatives; *C. varia*, *C. foetida* contiennent des traces de cytisine. Enfin, pour Jadin, il n'y aurait dans les *Coronilla* que des glycosides.

Nous avons étudié *C. glauca*, *C. valentina*, *C. scorpioides* sans y trouver les précipités caractéristiques.

15° Lathyrus aphaca.

Ne renferme pas d'alcaloïde.

16° Rhynchosia phaseoloides.

Greshoff (1900) croit qu'il existe une toxalbumine dans les graines. Nous avons étudié microchimiquement toutes les parties de la plante, et à des âges différents; ayant obtenu un semblant de précipité, nous avons contrôlé par « l'alcool tartrique », qui nous a indiqué que le principe actif, s'il existe, n'est pas de nature alcaloïdique.

Notons en passant que les cotylédons de la graine renferment des grains d'amidon très volumineux.

17° Lens esculenta.

Graine examinée par M. Errera (travail inédit) : pas d'alcaloïde.

18° Phaseolus vulgaris.

Il semblerait extraordinaire que nous ayons pu chercher un alcaloïde dans cette espèce, si différents auteurs n'avaient eux-mêmes émis des doutes qu'il est intéressant de reproduire ici.

Greshoff (1900) dit que la racine de *P. vulgaris* pourrait bien être vénéneuse. Cornevin fait remarquer qu' « aucun animal ne recherche le haricot, et les moutons ne mangent les graines que si elles ont été trempées dans l'eau. N'y a-t-il pas là un toxique, dit-il, auquel ces animaux seraient sensibles et auquel l'homme se serait habitué? »

En tous cas, Greshoff cite plusieurs espèces douteuses : *Ph. semierectus* a reçu le nom de « pois-poison » ; *Ph. radiatus*, *P. mango*, *P. multiflorus* seraient le siège de principes narcotiques. Le même cite *Ph. lunatus* comme contenant un glycoside; or, d'après les recherches de Dunstan et Henry, la « phaséolunatine » a été reconnue comme étant bien un glycoside.

Quoi qu'il en soit, nos recherches sur *P. vulgaris* ne nous ont donné aucun résultat indiquant la présence d'un alcaloïde, ni dans la racine, ni dans les autres parties de la plante.

19° Erythrina.

Aucune localisation n'avait encore été faite chez les *Erythrina*. Nous ne connaissons que des réactions macrochimiques qui ont fourni certaines indications. De l'érythrine et de l'érythrocoralloïdine ont été extraites de l'écorce d'*Erythrina corallodendron*. Greshoff (1890 et 1900) a retiré du liber (écorce) d'*E. Broteroi* un alcaloïde abondant qu'il a retrouvé dans les feuilles; il l'a rencontré aussi, en petite quantité, dans le liège, et en grande quantité dans les graines d'*E. indica Lam.* (= *Hypaphorus subumbrans* Baculuti) et dans les feuilles d'*E. spathacea*.

Nous avons étudié *E. viarum*, *E. insignis* et *E. Crista-galli*. Cette dernière espèce ne contient pas d'alcaloïde. Dans les deux autres, nous avons obtenu un précipité qui, soumis à l'action de l' « alcool tartrique », s'est révélé de nature alcaloïdique; la quantité est en moindre dans *E. viarum* que dans *E. insignis;* la localisation est la même dans les deux espèces.

Les réactions que nous avons observées sont les suivantes :

IKI : précipité brun kermès foncé, accentué par l'addition de carbonate d'amm.

Iodure de Bi et de K : précipité orange foncé ou rouge brun.

Eau bromée : coloration jaune.

Acide phosphomolybdique : précipité jaune.

Acide picrique : précipité jaune vif.

Fe^2Cl^6 : précipité orangé.

Le sulfotellurate d'amm., que nous avons essayé, ne nous a fourni aucune réaction, mais il fait gonfler considérablement les membranes cellulaires.

Voici comment se localise l'alcaloïde dans des exemplaires mesurant environ 30 centimètres de hauteur.

a) COTYLÉDONS (pl. IV, fig. 15). — Beaucoup dans le parenchyme, surtout dans les régions sous-épidermiques et dans les deux épidermes.

b) RACINE. — Couches sous-endodermiques, endoderme et moelle; un peu dans le liber; point, ou des traces, dans quelques rares cellules du parenchyme. Dans des exemplaires plus âgés, l'alcaloïde était beaucoup moins abondant dans la moelle et plus fourni dans le parenchyme.

c) TIGE HYPOCOTYLÉE (pl. IV, fig. 17) et TIGE ÉPICOTYLÉE (pl. IV, fig. 18). — Dans l'épiderme, le parenchyme cortical (surtout sous l'épiderme et autour du péricycle), le liber et la moelle. Ici nous constatons une particularité : dans la couche épidermique du parenchyme se trouvent des cellules arrondies, plus grandes, plus volumineuses, isolées, dans lesquelles l'alcaloïde est extrêmement abondant.

d) FEUILLE. — La particularité signalée ci-dessus apparaît ici plus nette et plus absolue. L'alcaloïde est, en effet, localisé *exclusivement* dans de semblables grandes cellules, qui en sont gorgées, sortes de réservoirs à principe actif. Ces cellules alcaloïdifères peuvent se trouver un peu partout sous les épidermes, mais particulièrement aux environs des petites nervures; nous n'en avons pas vu près de la nervure médiane (Pl. IV, fig. 16).

e) Coiffe. — Dans les deux espèces observées, la coiffe ne semble pas contenir d'alcaloïde; tout au plus y en aurait-il quelques traces qui alors seraient situées dans les cellules immédiatement en contact avec le tissu du point végétatif. Ce dernier ne paraît pas non plus être alcaloïdifère.

f) Point végétatif de la tige. — Fin précipité dans toute son étendue, mais peu abondant; par contre, ici également se détachent de grandes cellules spécialisées, éparpillées ou formant des rangées longitudinales, extrêmement riches en principe actif. Dans les mamelons foliaires et les bourgeons axillaires, même aspect. Enfin, dans les ébauches des feuilles, nous trouvons le début de ce que nous avons observé dans la feuille adulte.

g) Graine. — Rien dans le tégument. Beaucoup dans les cotylédons, la plumule et la radicule.

20° Physostigma venenosum.

Rencontrée par Jobst et Hesse dans la « fève de Calabar » ou semence du *Physostigma venenosum*, la physostigmine ou ésérine a été retrouvée par Holmes dans le *Mucuna cylindrosperma*. D'après ces auteurs, l'alcaloïde n'existe que dans les cotylédons.

Barth rappelle que les seules recherches sur le siège de cette base ont été faites par Flückiger, d'après le *Realencyklopädie der Pharm.* (26, t. II, p. 461) : « les semences contiennent, dans les cotylédons exclusivement, 0.1 °/₀ de physostigmine ». Barth lui-même a constaté la présence de celle-ci dans les cotylédons seulement.

Les réactions sont les suivantes :

IKI : précipité brun rouge.
Iodure de Bi et de K : idem.

Acide phosphomolybdique : précipité blanc jaunâtre.
Acide picrique : précipité jaune.
$AuCl^3$: idem.
Ammoniaque : coloration jaune orangé.
Eau bromée : précipité jaune.

Il est extrêmement difficile d'obtenir un exemplaire de cette espèce. Les graines que l'on peut trouver chez les droguistes ont souvent perdu leur pouvoir germinatif et ne présentent d'ailleurs pas toujours un caractère absolu d'authenticité. La plante existe bien rarement aussi dans les serres. D'autre part, s'adresser aux personnes qui habitent au Congo pour faire une récolte de fèves de Calabar, c'est courir le danger de l'erreur.

C'est grâce à une circonstance toute fortuite que nous avons eu la bonne chance de posséder un exemplaire vivant de *Physostigma venenosum*, sur lequel nous ne comptions plus, ayant essayé vainement de faire germer les graines que nous nous étions procurées. Des fèves de Calabar avaient été cueillies au Congo par le regretté Émile Laurent; après la mort de celui-ci, les valises revinrent dans la famille; ce fut en décembre dernier seulement qu'un proche parent du savant botaniste retrouva, par hasard, les quelques graines, une dizaine, étiquetées sous le nom de *Physostigma venenosum;* celles-ci ont germé au Jardin botanique de Bruxelles et nous avons aussitôt procédé à la localisation de l'alcaloïde dans un de ces précieux exemplaires. Si quelques doutes pouvaient persister en nous quant à l'authenticité de l'espèce, nous serions tout disposés à prendre comme garantie le soin que feu M. Laurent mettait à ses annotations. C'est donc avec toute certitude que nous donnons les observations suivantes comme se rapportant à *Physostigma venenosum*. Elles semblent opposées à l'avis de Barth et autres, qui ne croyaient pas à la présence de l'alcaloïde ailleurs que dans la graine.

a) Racine. — Traces dans le liber et dans quelques cellules du parenchyme.

b) Tige. — Quelques traces dans le liber, un peu dans quelques cellules du parenchyme cortical.

c) Cotylédon vert. — Tout l'alcaloïde a disparu, semblant donc avoir émigré avec les réserves dans le corps de la plante.

d) Feuille. — Limbe : quelques traces dans le parenchyme lacuneux, près de la nervure principale. Nervure principale : quelques traces dans de rares cellules du parenchyme situées latéralement, du côté de la face supérieure.

CHAPITRE III

Résumé et conclusions.

Si nous comparons les résultats de nos localisations et ceux qu'ont obtenus les auteurs dont nous avons signalé les travaux, nous pourrons constater s'il y a ou non une règle générale suivant laquelle les alcaloïdes sont localisés chez les Légumineuses.

1° Racine. — Dans la racine des Légumineuses, l'alcaloïde siège, en plus ou moins grande quantité selon les espèces, dans le parenchyme cortical, le liber, la moelle, parfois dans l'endoderme; nous ne l'avons jamais vu dans l'assise pilifère. Plus la racine est jeune, plus l'alcaloïde occupe le centre; au fur et à mesure qu'elle avance en âge, il y a diminution ou disparition dans la moelle, augmentation ou accumulation dans le parenchyme. Dans la racine jeune, les éléments qui formeront les vaisseaux en contiennent; mais jamais aux autres stades de la vie de la racine, nous ne trouvons d'alcaloïde dans les vaisseaux. Enfin, c'est dans le cambium que nous avons le plus rarement observé des précipités.

2° Coiffe et point végétatif de la racine. — Ces organes sont généralement très riches en principe actif, dans toute leur étendue, mais particulièrement dans leurs couches périphériques et à leur extrémité.

3° Cotylédons. — L'alcaloïde est contenu dans les deux épidermes; c'est tantôt dans l'épiderme supérieur, tantôt dans l'épiderme inférieur qu'il est le plus abondant; il y en a beaucoup dans le parenchyme; on le trouve aussi dans le liber des faisceaux.

Si l'on envisage les cotylédons d'abord dans la graine, puis quand ils ont verdi, enfin quand ils sont étiolés, on constate une diminution considérable de la quantité de base avec l'âge; celle-ci a sans doute émigré avec les réserves alimentaires.

4° Tige. — Dans l'hypocotyle, les précipités se sont montrés dans l'épiderme, le parenchyme cortical, le liber, la moelle. Dans l'épicotyle, il en va de même, mais on observe une concentration dans les couches sous-épidermiques et les couches les plus centrales du parenchyme (particulièrement autour des faisceaux). Au fur et à mesure que la tige vieillit, qu'épicotyle et hypocotyle deviennent moins reconnaissables, on constate que l'alcaloïde quitte la moelle et envahit de plus en plus les couches externes. Dans une tige adulte, il se localise dans le liber, les rayons médullaires, le parenchyme cortical; on en voit un peu dans l'épiderme et il en reste quelquefois des traces dans la moelle. Dans une tige plus âgée encore, les précipités ne se retrouvent plus que sous forme de traces dans le liber et à l'extrémité externe des rayons médullaires; ils sont alors abondants dans le parenchyme (et surtout près du sclérenchyme et sous l'épiderme) et dans l'épiderme même. Enfin, dans les tiges où se forme du liège, la base disparaît de l'épiderme.

Dans les espèces à tige velue, il y a localisation dans la cellule basale des poils.

5° Point végétatif de la tige. — L'alcaloïde occupe toute son étendue, mais principalement la périphérie et les cellules basales des poils qui recouvrent le sommet.

6° Pétiole. — Épiderme, parenchyme, liber, moelle sont le siège habituel de l'alcaloïde.

7° Feuille. — D'une façon générale, on peut dire que l'alcaloïde se localise : dans les deux épidermes, parfois en plus grande quantité dans celui de la face inférieure; dans le parenchyme du limbe, surtout près de la nervure médiane; dans le parenchyme et le liber de celle-ci.

Dans les jeunes ébauches de feuilles et dans les feuilles encore petites, tout le parenchyme du limbe est rempli d'alcaloïde; dans les feuilles âgées, celui-ci se concentre parfois près de la nervure médiane; mais parfois il disparaît du parenchyme de celle-ci et rejoint celui qui s'est déjà amassé dans son voisinage. Autrement dit, l'alcaloïde répandu dans toute l'étendue de la feuille jeune s'accumule avec l'âge autour de la nervure médiane.

8° FLEUR. — L'alcaloïde siège dans les épidermes et le parenchyme des pétales, dans l'épiderme externe des sépales, quelquefois dans l'épiderme interne et le parenchyme de ceux-ci. Le filet, l'anthère, le tube staminal, le pistil sont riches en alcaloïdes. On remarque une accumulation à la base des diverses pièces florales.

9° GOUSSE. — Généralement, les précipités se sont produits dans le parenchyme de l'épicarpe et du mésocarpe, plus rarement dans le parenchyme de l'endocarpe et dans le liber. Il y en a toujours dans la cellule basale des poils, chez les espèces à fruit velu.

10° GRAINE. — Les téguments des graines ne contiennent pas d'alcaloïde; si nous avons observé un précipité dans ceux de *Sophora tomentosa*, ce n'était que sous forme de très faibles traces, à moins encore qu'elles ne résultent de l'action mécanique du rasoir. Par contre, c'est un fait absolument général que les cotylédons (épidermes et parenchyme) en soient bourrés. La plumule et la radicule contiennent ordinairement du principe actif.

⁂

On le voit, la localisation des alcaloïdes présente partout les mêmes caractères dans les Légumineuses, aussi bien dans les espèces observées par les différents auteurs cités dans ce mémoire que dans celles que nous avons examinées personnellement. Parmi ces dernières, dont nous avons été le premier à faire ou à compléter l'étude, citons : *Pithecolobium Saman*, *Acacia tenerrima*, *Sophora tomentosa*, *Thermopsis fabacea*, *Baptisia australis*, *Lupinus luteus*, *Lupinus augustifolius*, *L. polyphyllus*, *Lupinus micranthus*, *Lupinus albus*, *Lupinus mutabilis*, *Physostigma venenosum*, *Acacia farnesiana*, dont il avait été extrait une base macrochimiquement; *Genista canariensis*, *Cytisus attleyanus*, *Erythrina viarum*, *Erythrina insignis*, qui n'étaient pas connues comme alcaloïdifères. La localisation faite par nous chez ces espèces constitue un nouveau succès à l'actif de la méthode microchimique.

Les services que cette précieuse méthode est à même de rendre se trouvent, en outre, prouvés par la certitude qu'elle nous a donnée de l'absence d'alcaloïde dans les espèces suivantes (au moins aux âges où nous les avons étudiées), dont certaines n'ont jamais été envisagées avant nous, et dont d'autres étaient rangées parmi les plantes dangereuses : *Albizzia lophantha*, *A. anthelminthica*, *Tamarindus indica*, *Melilotus officinalis*, *Trifolium elegans*, *T. rubens*, *T. striatum*, *Indigofera floribunda*, *Astragalus glycyphyllos*, *Hedysarum coronarium*, *Coronilla glauca*, *C. valentina*, *C. scorpioides*, *Lathyrus aphaca*, *Rhynchosia phaseoloides*, *Phaseolus vulgaris*.

⁂

Il est un cas sur lequel nous devons insister : c'est celui d'*Erythrina* : nous y avons rencontré, dans la tige, de grandes cellules à alcaloïde extrêmement abondant, dont le précipité se détachait très nettement sur l'ensemble de la préparation ; mais là aussi, nous avons trouvé, en outre, de l'alcaloïde dans le parenchyme, le liber, l'épiderme, la moelle, toutefois en quantité beaucoup moins importante. Comment interpréter l'existence de ces cellules spécialisées? De même que nous avons constaté l'émigration du principe actif vers l'épiderme, chez les autres espèces de Légumineuses, avec le vieillissement de la tige, ne se pourrait-il pas que, chez les *Erythrina*, l'existence de ces cellules représentât un stade intermédiaire? l'alcaloïde des parties centrales viendrait se concentrer dans des cellules particulières, puis de là se rendrait dans l'épiderme; mais il se peut aussi que la localisation que nous avons rencontrée soit définitive; pour résoudre cette question, il faudrait savoir si dans la tige très jeune l'alcaloïde se trouve accumulé dans la moelle et s'il la quitte plus tard ; nous n'avons pas pu nous en assurer, ne possédant que le seul exemplaire que nous avons étudié.

En tous cas, l'existence de ces cellules servant de réservoir ou d'entrepôt constitue un trait assez particulier aux *Erythrina* chez les Légumineuses (1). Cette particularité s'accuse davantage dans les feuilles, car ici l'alcaloïde ne se rencontre plus *exclusivement* que dans de semblables cellules, qui sont surtout nombreuses près de l'épiderme, et près du liber des nervures et des faisceaux. Ici la possibilité d'une émigration se montre plus clairement ; en effet, dans les mamelons foliaires, nous observons la présence d'un fin précipité dans toute leur étendue ; puis, dans les toutes jeunes feuilles, à peine ébauchées, apparaît déjà cette accumulation dans des cellules dont l'aspect et la disposition rappellent ce que nous avons vu dans la feuille adulte.

⁂

Nous pouvons donc dire que, d'une façon générale, l'alcaloïde se rencontre aux mêmes endroits de la plante chez toutes les Légumineuses alcaloïdifères.

---

(1) Cette constatation est à rapprocher des faits suivants :

Lotsy dans un travail récent, a trouvé des cellules présentant les particularités signalées ci-dessus, chez les *Cinchona*.

M. Errera, au cours d'un travail inédit que sa mort ne lui a pas permis d'achever, signale parmi les Papavéracées une particularité du même genre, rencontrée chez une *Eschscholtzia :* sous l'épiderme de la tige, IKI donne un précipité abondant dans certaines cellules, lesquelles se détachent ainsi nettement sur le fin précipité plus rare, déterminé dans tout l'ensemble du tissu. Or ces cellules se distinguaient, sur le frais, par un contenu d'aspect plus sombre que celui de leurs voisines.

De tous les tissus, ce sont l'épiderme, le parenchyme et la moelle qui nous apparaissent comme les plus riches en principe actif. Dans la généralité des cas, ce sont les cotylédons, verdis ou inclus dans la graine, qui renferment le plus d'alcaloïde, et les téguments de la graine n'en contiennent jamais. Enfin, les points végétatifs aériens et souterrains, les mamelons foliaires, les bourgeons axillaires sont bourrés d'alcaloïde : il avait, d'ailleurs, été reconnu déjà qu'il en était ainsi pour tous les endroits de la plante qui sont le siège d'une grande activité vitale.

Les résultats obtenus chez les Légumineuses sont d'accord avec la majorité des observations faites chez les autres familles, par exemple chez les Solanacées.

Institut botanique de Bruxelles, janvier 1905.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Audemard, Recherches sur la localisation des alcaloïdes dans les Genêts. (*Thèse de l'École supérieure de pharmacie.* Montpellier, 1902.)

Barth, Studien über den mikrochemischen Nachweis von Alkaloïde in pharmaceutisch verwendeten Drogen. (*Botanisches Centralblatt*, t. LXXV, p. 225.)

Brühl, Die Pflanzenalkaloïde. Braunschweig, 1900.

Callsen, *Chemisches Centralblatt,* 1900, t. I, p. 138 (d'après Brühl).

Chevalier et Lassaigne, *Journal de pharmacie et de chimie,* 1818, p. 340 (d'après Brühl).

Clautriau, Nature et signification des alcaloïdes végétaux. (*Annales de la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles,* 1900, t. IX.)

— Localisation et signification des alcaloïdes dans quelques graines. (*Annales de la Société belge de microscopie,* 1894, t. XVIII, p. 35.)

Cornevin, Les plantes vénéneuses. Paris, 1887.

Dessart, *Annales de médecine vétérinaire de Belgique,* 1870.

Dragendorff, Die Heilpflanzen. Stuttgart, 1898.

Dunstan et Henry, Cyanogenesis in plants. Part III, On Phaseolunatine, the Cyanogenetic Glucoside of Phaseolus lunatus. (*Proceedings Royal Society,* London, 1903, vol. LXXII.)

Eichhorn, *Nobbe's Versuchsstat.,* 1867, p. 272 (d'après Brühl).

Errera, Maistriau et Clautriau, Premières recherches sur la localisation et la signification des alcaloïdes dans les plantes. (*Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 1887, t. XIII, p. 272.)

ERRERA, Distinction microchimique des alcaloïdes et des matières protéiques. (*Annales de la Société belge de microscopie*, 1889, t. XIII.)

GERRARD, *Chemisches Centralblatt*, 1897, t. II, p. 554 (d'après Brühl).

GRESHOFF, Eerste bijdrage tot de chemisch-pharmacologische kennis van Nederland-Indische Leguminosen. (*Mededeeling uit 's Lands Plantentuin*, 1890, t. VII, p. 12.)

— *Ibidem*, 1900, t. XXIX, p. 43 (2me partie).

GUÉRIN, Recherches sur la localisation de l'Anagyrine et de la Cytisine. (*Thèse de l'École de pharmacie*. Paris, 1895.)

GALLOIS et HARDY, *Comptes rendus de la Société de biologie*. Paris, 1885, p. 391 (d'après Brühl).

HOLMES, *Pharmaceutical Journal Transactions* [3], 9, p. 913 (d'après Brühl).

HUSEMANN et MARMÉ, *Zeitschrift für Chemie*, 1865, t. I, p. 161; *Neues Jahrbuch für Chemie*, t. XXVI, p. 172, et t. XXXI, p. 193 (d'après Brühl).

JADIN, Du siège des principes médicamenteux dans les végétaux. 1894.

JOBST et HESSE, *Ann. Chem. Pharm.*, 1864, t. CXXIX, p. 115 (d'après Brühl).

MERCK, *Merck's Jahresbericht*, 1894, p. 11; *Chemisches Centralblatt*, 1895, t. I. p. 434 (d'après Brühl).

PARTHEIL et SPASSKI, *Apoth. Zeitung*, 1895, t. X, p. 903; *Chemisches Centralblatt*, 1896, t. I, p. 375 (d'après Brühl).

PLUGGE, *Apoth. Zeitung*, 1884, p. 11. — IDEM, cité dans Beilstein, Handbuch, 3e édition, t. III, p 878.

— *Chemisches Centralblatt*, 1892, t. I, p. 88; 1894, t. II, p. 920; 1897, t. I, p. 420.

RAUWERDA, Voortgezette onderzoeking over het voorkomen van Cytisin in verschillende Papilionaceen. (*Nederlandsch tijdschrift voor pharmacologie*, 1897, t. IX, p. 535.)

ROSOLL, Ueber den microchemischen Nachweis der Glukoside und Alkaloïde in den vegetabilischen Geweben. (*Jahresbericht des nied. öster. Landes Realgymn.* Stockerau, 1890.)

Russell, Siège de quelques principes actifs des végétaux pendant le repos hivernal. (*Revue générale de botanique,* 1903, t. XV, p. 160.)

Schmidt, *Chemisches Centralblatt,* 1897, t. I, p. 1232 (d'après Brühl).

Schroeder, *Jahrbuch für Pharmacie,* 1885, p. 113 (d'après Brühl).

Siewert, *Landw. Versuchsstat.,* 1865, t. XII, p. 306 (d'après Brühl).

Soldaini, *Chemisches Centralblatt,* 1892, t. I, p. 442 (d'après Brühl).

Stenhouse, *Ann. Chem. Pharm.,* 1851, t. LXXVIII, p. 15; *Lieb. Ann.,* t. LXXVIII, p. 15 (d'après Brühl).

Van Dyck, Phytochemische onderzoekingen over alkaloïde in verband met het kiemen. (*Proefschrift.* Utrecht, 1900.)

Van Gulick, De physiologische beteekenis van het alkaloïd in den Goudenregen. (*Proefschrift.* Leyde, 1901.)

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Pithecolobium Saman.

Fig. 1. — Coupe transversale de la tige.
Fig. 2. — Id. de la racine.
Fig. 3. — Id. de la feuille.

PLANCHE II.

Spartium junceum.

Fig. 4. — Coupe transversale de la racine.
Fig. 5. — Id. de la feuille.
Fig. 6. — Id. de l'hypocotyle.
Fig. 7. — Id. du cotylédon.
Fig. 8. — Coupe transversale de la coiffe et du point végétatif de la racine.
Fig. 9. — Coupe longitudinale de la coiffe et du point végétatif de la racine.

PLANCHE III.

Sophora tomentosa.

Fig. 10. — Coupe transversale du tégument de la graine.
Fig. 11. — — de la racine.
Fig. 12. — — de la tige.

Genista canariensis.

Fig. 13. — Coupe transversale de la tige.
Fig. 13$^{\text{bis}}$. — Schéma de la coupe transversale de la tige.

Laburnum vulgare.

Fig. 14. — *a*) Coupe transversale du point végétatif de la tige; *b*) une jeune feuille (marquée α) : fragment avec nervure médiane.

PLANCHE IV.

Erythrina viarum.

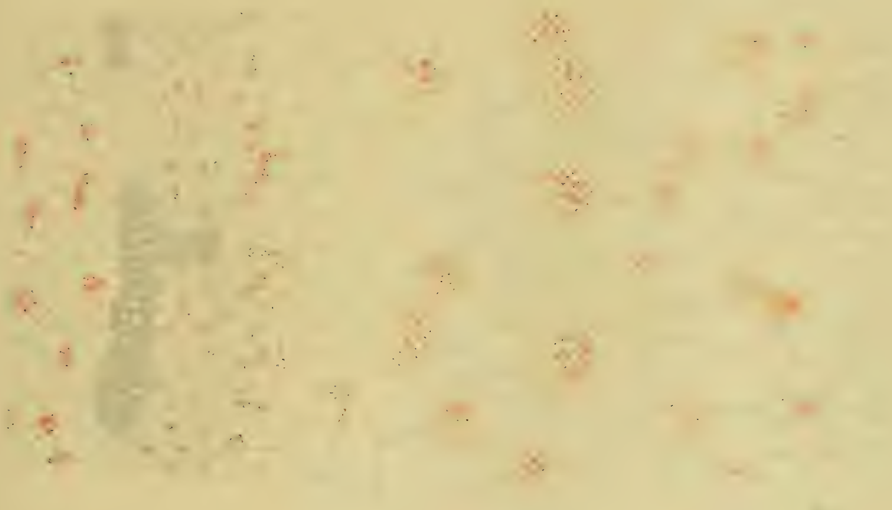
Fig. 15. — Coupe transversale du cotylédon.

Fig. 16. — — de la feuille.

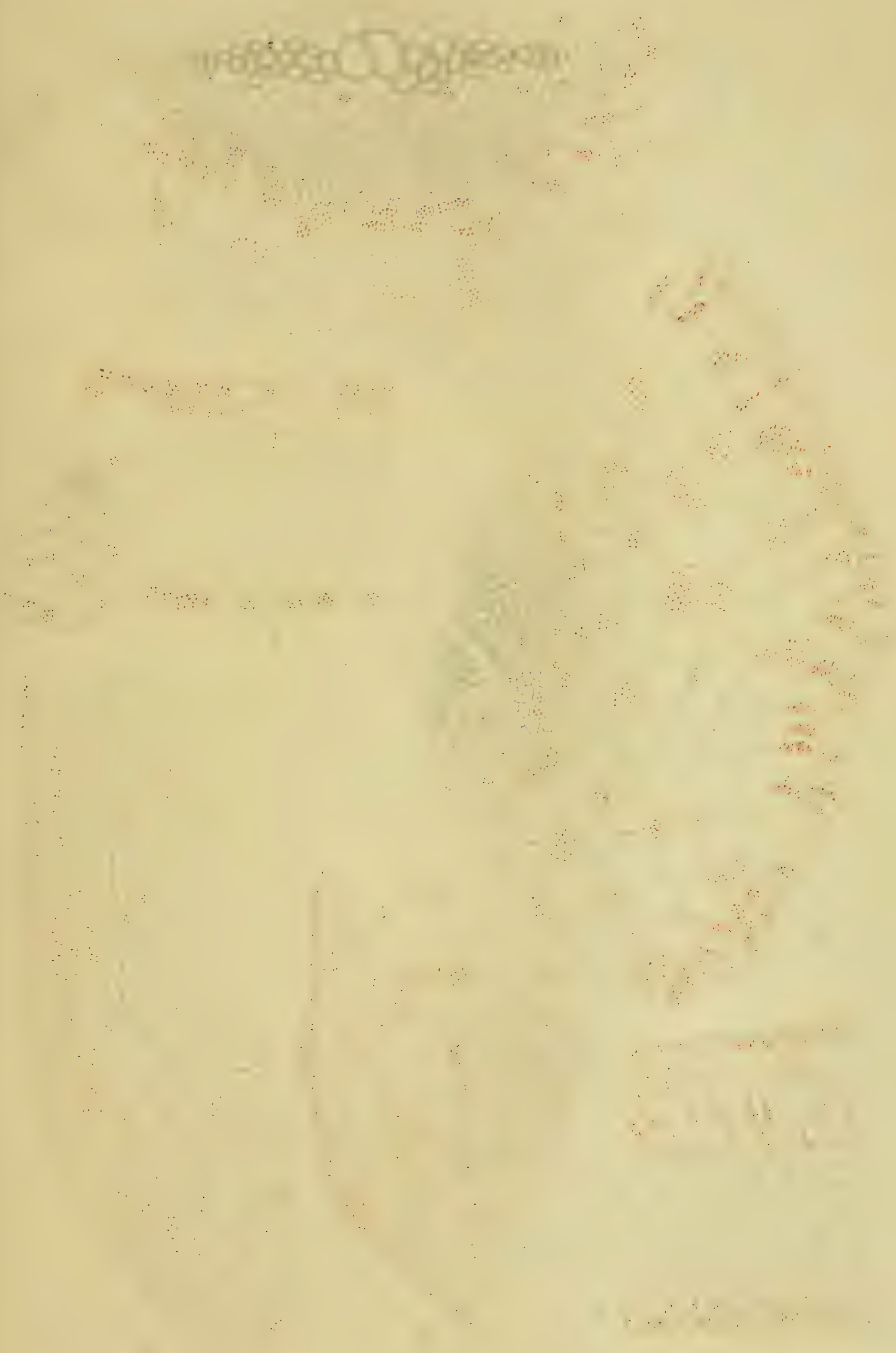
Erythrina insignis.

Fig. 17. — Coupe transversale de l'hypocotyle.

Fig. 18. — Coupe longitudinale de l'épicotyle.

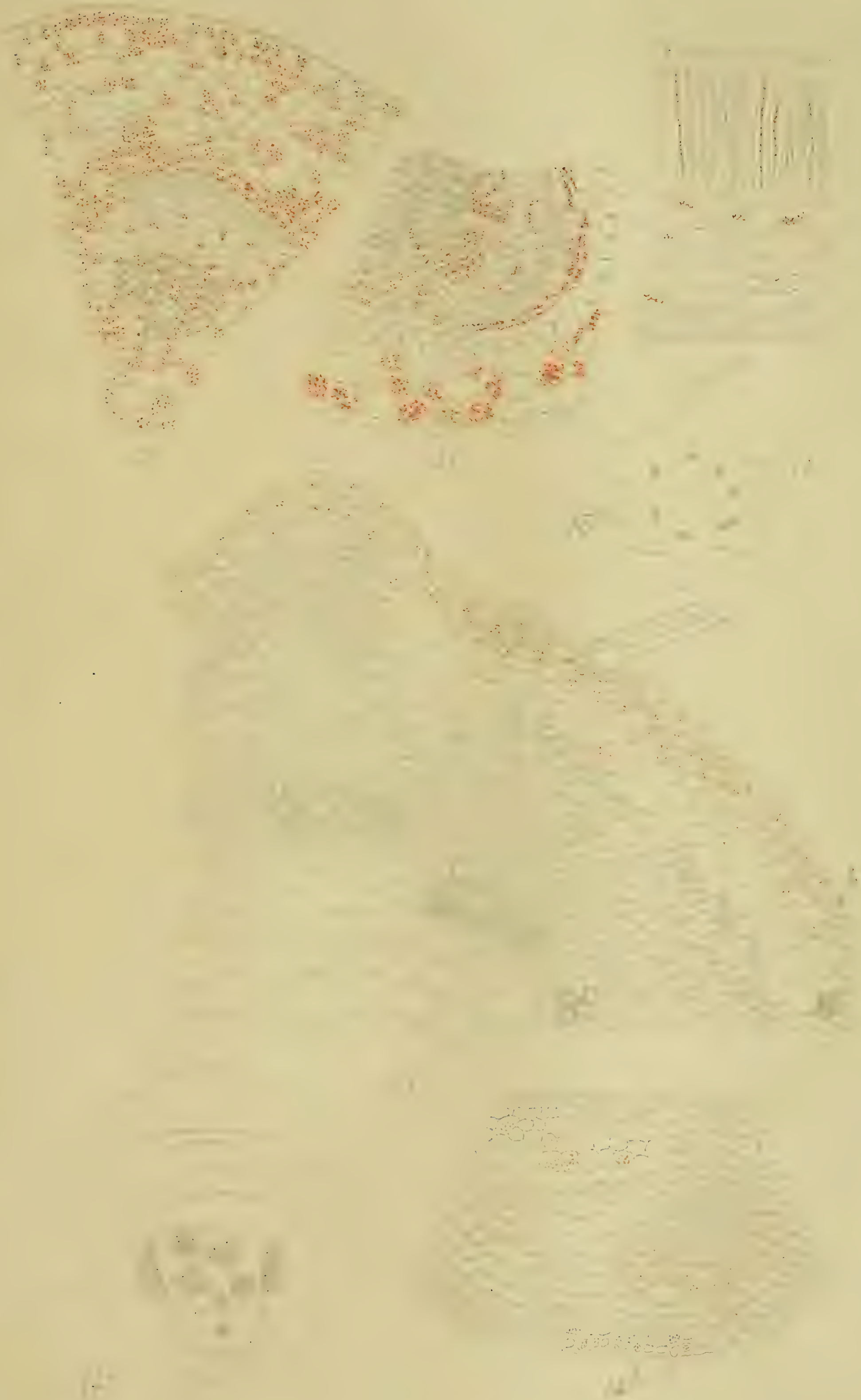


quemin ad nat del



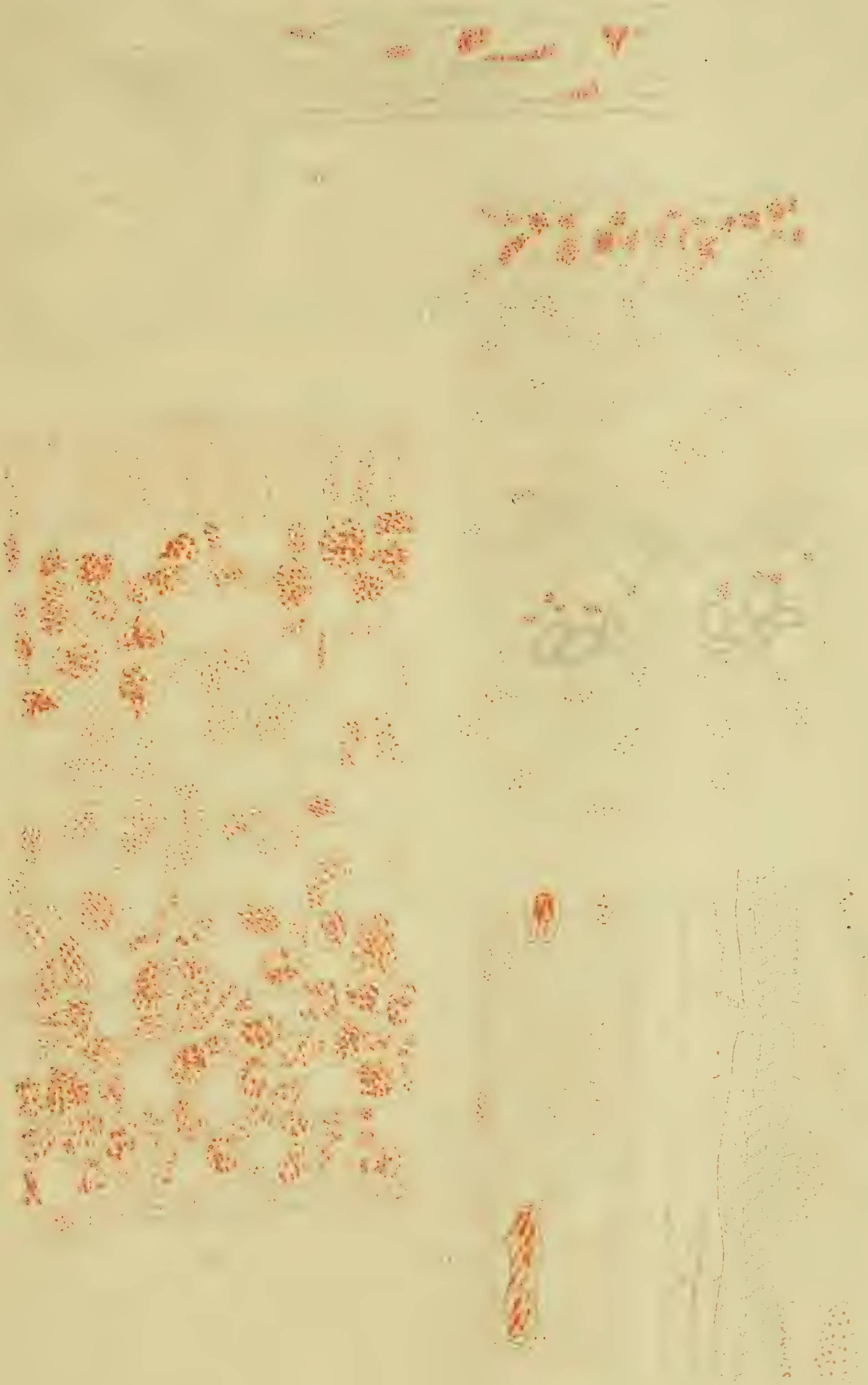
Alb. Jacquemin ad nat. del.

A. Koch lith.



Jacquemin ad nat. del

A. Hache lith.



Alb. Jacquemin, ad nat. del.

A. Hache lith.

SUR L'HYGROSCOPICITÉ

COMME

CAUSE DE L'ACTION PHYSIOLOGIQUE A DISTANCE

DÉCOUVERTE PAR ELFVING

PAR

L. ERRERA

En 1891, M. Léo Errera avait fait une longue série d'expériences sur le *Phycomyces nitens*, en vue de démontrer que les courbures étudiées par M. Elfving sont dues à de l'hydrotropisme. Il avait commencé à rédiger un mémoire sur ce sujet; puis d'autres travaux vinrent le distraire et captivèrent toute son attention.

Pourtant, il ne se désintéressait pas de l'hydrotropisme de *Phycomyces*, et ses réflexions allaient régulièrement grossir le dossier relatif à ces phénomènes. Une note du 9 septembre 1896 dit :

« Les faits indiqués par Elfving dans son premier travail [1] s'expliquent tous ou presque tous par l'hygroscopicité. Mais pour ceux de son second travail [2], je n'oserais être aussi affirmatif. Peut-être y a-t-il là les effets de certaines radiations emmagasinées au soleil; c'est une supposition que les recherches toutes récentes sur des catégories nouvelles de radiations rendent plausible. Je ne songe pas ici aux rayons Röntgen dont j'ai montré l'inefficacité sur les *Phycomyces* et Schober [3] sur d'autres plantes, mais plutôt aux rayons découverts et étudiés par Becquerel [1]. Il y aurait lieu d'essayer si les plaques de zinc, etc., indiquées par Elfving comme actives sur *Phycomyces*, agissent aussi sur la plaque photographique. »

---

[1] F. ELFVING, *Ueber physiologische Fernwirkung einiger Körper*. Helsingfors, 1890.

[2] IDEM, *Zur Kenntniss der pflanzlichen Irritabilität*. (OEFVERSIGT AF FINSKA VET.-SOC. FÖRHANDLINGAR, 1893, Häft 36)

[3] A. SCHOBER, *Ein Versuch mit Röntgen'schen Strahlen auf Keimpflanzen*. (BER. D. DEUTSCH. BOTAN. GESELLSCH., 1896, p. 108.)

L'hiver dernier, il songea de nouveau aux courbures de *Phycomyces*, ainsi qu'en fait foi une note de février 1905. « Tout en étant sûr de l'exactitude de mes anciennes expériences sur *Phycomyces*, il faudrait maintenant reprendre celles, plus récentes, d'Elfving, à la lumière des nouvelles connaissances sur l'émission de radiations par les métaux insolés, etc. »

Pendant l'été de 1905, immédiatement après son retour du Congrès de Vienne, il se remit à faire des expériences, et au moment où la mort le surprit, tout un ensemble de nouveaux essais se poursuivaient à l'Institut botanique.

⁂

La présente publication comprend :

1° La partie écrite par M. Errera en 1891 : ce sont les paragraphes **1** à **44**;

2° Une partie que j'ai rédigée d'après les procès-verbaux d'expériences et d'après les notes où M. Errera consignait ses conclusions, au fur et à mesure que les données expérimentales lui permettaient d'en tirer. Je me suis efforcé de rendre fidèlement les idées de mon maître ; mais comme je devais, par-dessus tout, éviter de fausser ou même de dépasser sa pensée, j'ai dû laisser inutilisées un grand nombre de notes qui n'étaient pas assez explicites.

J.-W. Commelin.

---

[1] Comptes rendus, 1895 et 1896.

CHAPITRE PREMIER.

Les diverses sensibilités (tropismes) du *Phycomyces*.

1. Placés dans un milieu qui n'est point homogène, dans lequel la matière et l'énergie ne sont pas distribuées uniformément ou, au moins, symétriquement autour d'eux, les organes végétaux prennent d'ordinaire, par le fait de leur croissance, des directions bien déterminées, qui dépendent de la répartition des agents extérieurs. Si on les écarte de cette position d'équilibre, ils exécutent, comme on sait, les flexions nécessaires pour la regagner.

L'irritabilité végétale qui se manifeste dans ces phénomènes reçoit, suivant la cause excitatrice, les noms de géotropisme, d'héliotropisme, d'haptotropisme, etc. Il est utile de posséder en outre un terme générique pour désigner *les diverses facultés du protoplasme vivant, de ressentir les asymétries dans la distribution des agents extérieurs et d'y répondre par des courbures d'une direction déterminée.* Je propose de donner le nom de *tropismes* (ainsi que je le fais depuis plusieurs années dans mes cours) à cet ensemble de sensibilités. Le mot nouveau se justifie, je pense, par l'avantage qu'il y a très souvent d'envisager ces phénomènes dans leur généralité, sans s'astreindre à les énumérer tous. Il équivaut, dans une certaine mesure, à ce que les auteurs allemands, et notamment Pfeffer [1], appellent « Richtungsbewegungen ». Seulement les « Richtungsbewegungen » (que nous traduirions par : mouvements tropiques), ce sont les mouvements effectués, tandis que les

---

[1] Pfeffer, *Pflanzenphysiologie*, 1881, t. II, p. 285.

tropismes sont pour nous les facultés mêmes mises en jeu dans la plante.

Si l'on accepte cette terminologie, qui me semble rationnelle et commode, on devra aussi réserver les mots géotropisme, héliotropisme et leurs analogues, aux diverses *sensibilités spéciales* dont nous venons de parler, ainsi que l'ont fait déjà A.-B. Frank et Sachs dans leurs derniers ouvrages [1]. Quelques physiologistes, au contraire, appliquent ces termes aux *mouvements accomplis* par la plante à la suite de l'excitation [2]. Nous pensons qu'il n'y a pas lieu de suivre cet exemple.

2. Pour l'étude des tropismes, peu de plantes valent le *Phycomyces nitens*. Assez rare dans la nature, cette Mucorinée se trouve aujourd'hui dans tous les laboratoires de physiologie végétale. La facilité avec laquelle on la cultive, ses dimensions relativement grandes, sa sensibilité exquise, la rapidité de ses réactions, sa vitalité qui lui permet de résister aux amputations les plus graves, la rendent également précieuse. Ce qu'est la grenouille pour la physiologie animale, le *Phycomyces* est en train de le devenir pour la physiologie des plantes.

3. La façon de cultiver le *Phycomyces* sur du pain a été si souvent décrite [3] qu'il est inutile d'y revenir ici. A l'état adulte, le petit Champignon se compose, comme on sait, d'un mycélium, qui rampe dans le substrat, et de filaments sporangifères, qui se dressent dans l'air. Ceux-ci conviennent surtout pour les recherches relatives à la sensibilité végétale.

---

[1] Frank, *Beiträge zur Pflanzenphysiologie*, 1868, p. 85. — Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, 2e éd., 1887, p. 715.

[2] Sachs, *Experimental-Physiologie*, 1865, p. 38; *Traité*, trad. franç., 1874, p. 888. — Pfeffer, *op. cit.*, t. II, p. 287.

[3] En premier lieu, si je ne me trompe, par Brefeld, *Method. zur Untersuch. der Pilze.* (Verhandl. d. phys. med. Gesellsch. in Würzburg, N. F., t. VIII, 1874.)

La croissance de ces filaments suit une marche très régulière et a été étudiée en détail [1]. On sait de plus qu'ils sont négativement géotropiques [2], positivement héliotropiques [3], négativement hydrotropiques [4], négativement thermotropiques [5] et positivement haptotropiques [6], — en d'autres termes, qu'ils tendent, dans les circonstances ordinaires, à croître vers le haut, vers le clair, vers le sec, vers le froid et vers tout objet en contact avec eux.

Ces influences pouvant agir simultanément, la direction affectée par l'organisme dépendra à la fois de sa sensibilité plus ou moins grande pour les différents agents extérieurs auxquels il est soumis, et de l'intensité avec laquelle chacun d'eux intervient.

Ce sont là des notions familières à ceux qui s'occupent de la physiologie végétale.

---

[1] Carnoy, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Champignons.* (Bull. Soc. roy. Bot. Belgique, 1870, t. IX, pp. 199-235.) — Errera, *Die grosse Wachsthumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces.* (Bot. Zeitung, 1884, n^{os} 32-36.)

[2] Hofmeister, *Pflanzenzelle,* 1867, p. 286. (*Mucor Mucedo.*) — Sachs, *Ueber Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachsens* (Arb. d. bot. Inst. Würzburg, 1879, t. II. p. 224.) (*Mucor Mucedo* et *Phycomyces nitens*).

[3] Carnoy, *loc. cit.*, p. 273.

[4] Wortmann, *Ein Beitrag zur Biologie der Mucorinen.* (Bot. Zeit., 1881, p. 370.) — Elfving, *En obeaktad känslighet hos Phycomyces.* (Botaniska Notiser, 1881, p. 106.)

[5] Wortmann, *Ueber d. Einfluss der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzentheile.* (Bot. Zeit., 1883, p. 465.)

[6] Errera, *loc. cit.*, § 7.

CHAPITRE II.

Expériences d'Elfving.

4. Tous les agents dont il vient d'être question : gravitation, lumière, humidité, chaleur, pression mécanique, sont de ceux que la physique étudie depuis longtemps. Quoique nous ne comprenions pas grand'chose à leur action, du moins y sommes-nous habitués.

En revanche, un travail publié récemment par un naturaliste finlandais des plus distingués, M. le D^r^ Elfving [1], ne pouvait manquer de susciter quelque étonnement. Les phénomènes qu'il décrit sous le titre d'*actions physiologiques à distance*, et dont je puis confirmer la parfaite exactitude, semblaient, en effet, ne point rentrer dans les cadres ordinaires. Ils nous révélaient, en apparence, un tropisme d'une nature toute nouvelle, dépendant d'une force étrange et inconnue.

Donnons d'abord un aperçu de ces expériences.

A la suite de certaines observations dont il sera question plus loin, Elfving fut amené à étudier l'action de divers métaux sur la croissance du *Phycomyces*. Il fixe le morceau de métal à examiner à un gros bloc de liège, au-dessus d'une culture du Champignon, de telle sorte que les filaments, en continuant leur croissance, devaient environner le métal. Le tout est placé dans une armoire absolument obscure, dont l'atmosphère est humide. Après quelques heures, on constate le résultat.

---

[1] Fr. Elfving, *Ueber physiologische Fernwirkung einiger Körper*. Helsingfors 1890; brièvement résumé par l'auteur dans les *Annales de l'Institut Pasteur*, février 1891, pp. 101-104 : *Sur une action directrice qu'exercent certains corps sur les tubes sporangifères de « Phycomyces nitens »*.

« L'action des métaux, lorsqu'il y en a une, se manifeste sous forme d'attraction, c'est-à-dire que, de toutes parts, les filaments sporangifères se courbent en décrivant vers le métal un arc faiblement concave, parfois même en s'infléchissant presque à angle droit. La courbure a lieu, comme pour les autres mouvements d'irritabilité, dans la zone de croissance, en dessous du sporange. L'attraction se fait sentir jusqu'à une distance de 2 à 3 centimètres, rarement davantage [1]. »

Le fait inattendu, découvert par Elfving, c'est que le fer exerce une attraction remarquablement plus forte que tous les autres corps.

On le voit très bien sur la phototypie qui accompagne son mémoire : elle montre l'attraction frappante du fer et la non-attraction du cuivre (cf. notre planche I). A ce point de vue, l'auteur range les métaux en trois groupes :

« I. Attraction nette : *fer*.

» II. Attraction faible, mais généralement indubitable : *zinc*, *aluminium*.

» III. Pas d'attraction : *argent*, *or*, *platine*, *bismuth*, *antimoine*, *cadmium*, *cobalt*, *nickel*, *étain*, *plomb*, *cuivre*; — *laiton*, *bronze d'aluminium* ».

L'attraction énergique, propre au fer, s'observe aussi bien pour la fonte ou le fer forgé que pour l'acier; la surface métallique pouvant être polie, grossièrement limée ou un peu rouillée.

Pour le zinc, il y a d'ordinaire une attraction certaine, quoique faible; pour l'aluminium, elle est déjà presque douteuse. Enfin, pour l'argent, l'or, le platine, Elfving croit avoir vu parfois une trace d'attraction.

Les expériences, dit-il, doivent être faites de préférence dans une atmosphère « à demi saturée » (« halbfeuchte Luft ») : l'auteur s'en tient malheureusement à cette indication peu précise. Il ajoute qu'une atmosphère tout à fait sèche ou tout à fait saturée convient moins bien : celle-là est nuisible au Champignon, celle-ci amène sur le fer une précipitation d'eau qui rend l'action très indistincte.

---

[1] ELFVING, *op. cit.*, p. 10.

Cette influence spéciale du fer, quelle en est bien la cause? L'auteur élimine l'une après l'autre une série d'hypothèses auxquelles on pourrait songer; il ne s'agit ni d'une émission de radiations lumineuses emmagasinées par le fer, ni de rayons calorifiques, ni d'une influence magnétique. L'auteur a aussi cherché vainement à ramener le phénomène à des forces électriques. Que conclure? « Je ne saurais, dit-il, interpréter la chose qu'en admettant une force spécifique qui émane du fer et qui se manifeste par son action sur les organismes. Le fer se distingue déjà de la plupart des corps par sa faculté de devenir magnétique, faculté qui appartient aussi au cobalt et au nickel. La propriété dont nous venons de parler, il ne la partage point avec ces métaux, mais bien avec le zinc, l'aluminium, et peut-être d'autres corps. »

5. Là ne s'arrêtent point les recherches d'Elfving. Après s'être assuré que les composés du fer : *magnétite*, *hématite*, *prussiate jaune de potasse*, sont inactifs, il examine une série d'autres substances. Il observe une attraction plus ou moins marquée chez les corps suivants, qu'il range autant que possible dans l'ordre de leur activité décroissante : *cire à cacheter*, *colophane*, *papier lisse*, *cire*, *soie*, *coton*, *ébonite*, *os*, *laine*, *toile de lin*, *bois*, *caoutchouc*, *soufre*, *beurre de cacao*. Le *verre*, sur lequel il a fait beaucoup d'essais, ne lui a présenté qu'une seule fois une attraction certaine, quoique faible : il s'agissait d'une lame de verre conservée depuis douze ans. Tous ces corps d'ailleurs agissent moins que le fer.

« Pour que le phénomène se produise nettement, dit ensuite l'auteur [1], il est nécessaire, lorsqu'on emploie des corps hygroscopiques, qu'ils soient tout à fait secs et que l'air ne soit pas trop humide. Car, ainsi qu'il a été dit, les surfaces humides ont une action répulsive. Vient-on, par exemple, à humecter légèrement l'une des faces d'un morceau de carton, l'action attractive cesse pour cette face ; elle reparaît dès que le carton est devenu complètement sec. C'est aussi pour cette raison que du papier à lettre ordinaire ne manifeste point d'attraction dans de l'air très humide, alors qu'il compte d'habitude parmi les substances très actives. Chez les corps non hygroscopiques, comme la cire à cacheter et la colophane [1], le phénomène se manifeste également dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau. Toutefois, la propriété attractive se perd par un séjour prolongé dans une telle atmosphère : un bâton de cire à cacheter, par exemple, qui manifestait encore son pouvoir d'attraction après être demeuré quatre jours consécutifs dans l'air saturé, en était dépourvu après y être resté quinze jours. Un frottement énergique suffit alors à le réactiver pour longtemps. »

---

[1] Elfving, *op. cit.*, pp. 14 et 15.

Ce dernier fait et la remarque que tous les corps énumérés tantôt (en dehors des métaux) sont mauvais conducteurs, ramènent Elfving à l'idée que, malgré tout, des forces électriques pourraient bien être en jeu. Cependant il n'a pu, dans la plupart des cas, déceler la moindre trace d'électricité sur les corps qu'il employait. Et c'est en vain qu'il a cherché à provoquer par l'électricité des phénomènes analogues : il n'a réussi à modifier la direction de croissance des filaments de *Phycomyces* ni par le voisinage d'un grand disque de laiton électrisé (quoique la croissance des filaments demeurât vigoureuse), ni par aucun des deux pôles d'une pile dont l'autre pôle était mis en communication avec la terre, ni en soumettant un corps inactif à l'influence éventuelle de l'électricité qui aurait pu exister à la surface d'un corps actif.

Toutes ces ingénieuses tentatives ont échoué.

6. C'est indirectement qu'Elfving avait été conduit à ses expériences sur les métaux. Un autre phénomène avait servi de point de départ.

---

[1] On verra plus loin qu'Elfving se trompe en croyant que la cire à cacheter n'est pas hygroscopique. Il en est probablement de même pour la colophane.

Il avait observé [1] que les cultures touffues de *Phycomyces*, soumises, à l'obscurité, à une rotation lente — sur le clinostat à axe horizontal — (de façon à éliminer le géotropisme), présentent une divergence marquée des filaments périphériques : ils s'incurvent fortement vers l'extérieur, au lieu de croître en ligne droite, comme on aurait pu s'y attendre. Une fois l'attention en éveil, la même divergence se retrouve dans les cultures placées à l'obscurité, sans rotation (cf. notre fig. 5, pl. II.); seulement, par suite du géotropisme qui tend constamment à redresser les filaments, la chose est ici moins accentuée. A la lumière, l'héliotropisme énergique des filaments masque cette divergence.

L'auteur s'est demandé pour quelle cause les filaments périphériques sont ainsi déjetés, pourquoi ils semblent en quelque sorte fuir les filaments voisins.

Il montre que ce n'est point un effet de la force centrifuge, d'ailleurs infime, que la rotation du clinostat engendre. Ce n'est pas davantage le résultat de « causes internes » qui feraient diverger les filaments de la périphérie du mycélium, à la manière de racines secondaires, insérées sur une racine mère. Car la même répulsion existe aussi entre les filaments de deux cultures distinctes quand on les rapproche étroitement l'une de l'autre.

Molisch ayant établi, il y a peu d'années, que les racines se courbent pour rechercher ou pour éviter certains gaz, on aurait pu croire que cette sorte de sensibilité, qu'il appelle *aérotropisme*, détermine la divergence des cultures de *Phycomyces :* que les filaments de la périphérie fuient, par exemple, l'anhydride carbonique émis par la culture elle-même et s'infléchissent vers l'air extérieur plus riche en oxygène. Mais Elfving écarte aussi cette explication. En effet, la divergence a encore lieu quand un courant d'air saturé de vapeur d'eau traverse, à la vitesse de 10 litres à l'heure, une culture mise en rotation lente à l'obscurité. Ce courant devait cependant empêcher l'accumulation de l'acide carbonique ou de tout autre produit gazeux dégagé par le Champignon.

---

[1] *Op. cit.*, p. 6.

Un courant artificiel, fort ou faible, d'anhydride carbonique n'exerça pas non plus d'influence directrice sur la croissance des filaments.

Enfin, notre auteur a expérimenté aussi avec des sources vivantes d'anhydride carbonique, des racines vigoureuses de plantules en germination. Placées au-dessus d'une culture de *Phycomyces,* à l'obscurité, sous une cloche de verre, les racines, loin de repousser les filaments de la Mucorinée, les attirèrent au contraire d'une façon faible, mais indubitable. La région hypocotylée de *Phaseolus* était également active. Des feuilles jeunes ou vieilles, au contraire, se montrèrent sans action.

7. Tels sont les résultats intéressants obtenus par Elfving. Après les avoir exposés et avoir rappelé qu'il n'a réussi à produire des effets semblables ni par l'électricité ni autrement, il conclut encore une fois à l'existence probable d'une action spécifique : attractive chez le fer, le zinc, les racines vivantes, la cire à cacheter, le papier, etc.; répulsive chez les filaments du *Phycomyces* lui-même. « On pense involontairement, dit-il [1], à une sorte de vibrations, dépendant des mouvements moléculaires et se propageant au dehors. »

L'auteur achève par ces mots : « Ce sont là des hypothèses. Peut-être réussira-t-on en fin de compte à rattacher ces phénomènes aux actions électriques, avec lesquelles ils ont, après tout, quelque analogie. Les faits sont assez remarquables pour mériter de divers côtés des investigations nouvelles. »

---

[1] *Op. cit.,* pp. 13. 17-18.

CHAPITRE III.

Théorie des phénomènes d'attraction et de répulsion observés.

8. Avons-nous réellement épuisé toutes les explications et faut-il nous résigner à douer la matière d'une force nouvelle, mystérieuse ? Ou bien un examen attentif nous permettra-t-il de ramener ces courbures à des tropismes déjà connus ?

La divergence en forme de bouquet des filaments sporangifères est un phénomène que l'on observe souvent lorsque l'on cultive le *Phycomyces*. Notre planche II, figure 5, en donne une idée. Cette divergence, que j'avais vue bien des fois, m'avait toujours semblé facile à comprendre. Je l'attribuais à l'hydrotropisme négatif. Les filaments dégagent de la vapeur d'eau par l'effet de leur transpiration. Chacun d'eux, agissant sur ses voisins comme une source d'humidité, doit les repousser. Les filaments du milieu de la culture, influencés symétriquement de toutes parts, prendront donc une direction verticale ; ceux du bord seront déjetés vers l'extérieur.

A la lecture du mémoire d'Elfving, tous les faits qu'il décrit me parurent pouvoir se grouper autour de ce même principe.

En effet, les racines servent à l'absorption de l'eau. Aussi peut-on supposer (quoique le fait ne soit point prouvé à ma connaissance) que, dans une atmosphère humide, elles condensent de la vapeur d'eau, au lieu d'en dégager. L'effet des racines vivantes étant, dans ce cas, inverse de celui d'une surface humide, il semble compréhensible que les filaments du *Phycomyces* s'infléchissent vers elles, au lieu de les fuir. Bien plus : nous savons que les organes de l'absorption sont surtout les poils radicaux qui occupent une zone limitée, en arrière de la pointe de la racine. Or, précisément, d'après les observations d'Elfving, « l'action attractive des racines ne s'exerce que dans leur région de croissance située près de la pointe; les portions plus âgées n'ont pas d'influence visible sur le *Phycomyces* [1] ».

Quant au fer, personne n'ignore qu'il se rouille rapidement à l'air humide, aux dépens de l'oxygène, non pas de l'air, mais de l'eau [2]. Donc il attire l'humidité, il provoque des courants centripètes de vapeur d'eau, et cela d'autant plus que l'hydrate formé est lui-même hygroscopique. L'effet du fer sur le *Phycomyces* devra donc être, comme pour les racines, le contraire de celui que produirait une surface mouillée.

Le zinc aussi se ternit rapidement à l'air humide [3], ce qui porte à admettre encore une fois une condensation et une décomposition de la vapeur d'eau atmosphérique et justifierait une mise en jeu de la sensibilité hydrotropique du *Phycomyces*.

En revanche, l'argent, l'or, le platine, l'antimoine, le cadmium, le cobalt, le nickel, l'étain [4], auxquels Elfving n'attribue aucune attraction, ne s'oxydent pas sensiblement à l'air humide. Il est vrai que le bismuth, le plomb et le cuivre [5], qui, d'après Elfving, n'attirent pas davantage le *Phycomyces*, sont plus ou moins altérables à l'air humide; mais ils sont loin de pouvoir rivaliser à cet égard avec le fer. Le laiton, surtout, résiste bien aux agents atmosphériques [1].

---

[1] *Op. cit.*, p. 9.

[2] Graham Otto, *Ausführliches Lehrbuch der Chemie*, 4te Aufl., 1863, t. II, p. 1055 : « Eisenoxydhydrat bildet sich auch beim Liegen des Eisens an der feuchten Luft ... Die Oxydation geschieht auf Kosten des Wassers, und der nascirende Wasserstoff verbindet sich mit dem Stickstoff der Luft zu AzH_3 ». — Cf. Würtz, *Dictionnaire*, 1876, t. I, p. 1402.

[3] « Le zinc est un métal très oxydable; sa surface se ternit promptement à l'air humide, mais l'oxydation n'est que superficielle. » (Regnault, *Chimie*, 6e éd., t. III, p. 161.)

[4] L'inaltérabilité de l'argent, de l'or, du platine est bien connue. « L'antimoine se conserve intact dans l'air, dans l'eau et dans les dissolutions alcalines. » (Würtz, *op. cit.*, t. I, p. 343.) — « Le cadmium ne s'oxyde pas sensiblement à la température ordinaire. » (Regnault, *op. cit.*, t III, p. 174.) — « Le cobalt s'altère moins facilement à l'air humide que le fer; cependant, à la longue, il se couvre d'une rouille brun noir. » (Idem, *ibid.*, p. 148.) « Le nickel se conserve assez bien au contact de l'air humide. » (Idem, *ibid.*, p. 155.) « L'étain ne s'altère pas sensiblement à l'air, à la température ordinaire. » (Idem, *ibid.*, p. 180.)

[5] « Le bismuth ne s'altère pas à l'air sec; au contact de l'air humide, il se recouvre à la longue d'une pellicule très mince d'oxyde. » (Idem, *ibid.*, p. 238.) — « Le plomb se ternit à l'air par suite d'une oxydation qui s'arrête à la sur-

L'aluminium, qui rentre dans le second groupe d'Elfving, n'est guère oxydable à l'air humide [2]; mais Elfving dit que son pouvoir attractif est « presque douteux ».

En somme, répulsion mutuelle des filaments, attraction par le fer, par les racines vivantes, par plusieurs matières organiques, tout cela semblait s'expliquer par l'hydrotropisme négatif du *Phycomyces*. Nous tenions là, tout au moins, une théorie plausible qui méritait d'être examinée. Disons tout de suite que nos expériences l'ont confirmée pleinement.

Il s'agissait avant tout de réunir des données physico-chimiques précises sur l'hygroscopicité d'un certain nombre de corps. On aurait ainsi une base pour l'expérimentation physiologique.

---

face. » (WÜRTZ, *op cit.*, t. II, p. 1070). — Le cuivre « se recouvre, par une longue exposition à l'air, d'une couche d'un hydrocarbonate basique ... » (IDEM, *ibid.*, t. I, p. 1007.)

[1] WÜRTZ, *op. cit.*, t. I, p. 1008.

[2] « L'air sec et humide est sans action sur l'aluminium. » (WÜRTZ, *op. cit.*, t. I, p. 167.)

CHAPITRE IV.

Renseignements sur l'hygroscopicité et essai de classification des substances hygroscopiques.

9. Beaucoup de substances sont hygroscopiques. Elles attirent l'humidité de l'air avec une énergie plus ou moins grande et en quantité plus ou moins considérable. Telles sont la plupart des matières animales ou végétales : cheveux, fanons de baleine, gélatine, bois, papier, etc. Une foule de produits chimiques : acide sulfurique, anhydride phosphorique, alcool, glycérine, potasse, chlorure de calcium, chlorure de zinc, sulfate de cuivre anhydre, et bien d'autres présentent la même propriété. Un sel qui absorbe assez d'humidité pour se dissoudre dans l'eau qu'il condense est nommé *déliquescent;* au contraire, un sel qui se dessèche à l'air au point de perdre son eau de cristallisation et sa forme cristalline est dit *efflorescent.* Ce sont là des notions élémentaires.

Mais, à part ces exemples classiques, toujours les mêmes, les traités de physique et de chimie sont en général très sobres sur l'hygroscopicité et ils ne s'occupent guère des corps chez lesquels cette propriété n'est pas extrêmement frappante.

Deux mémoires récents, l'un de Warburg et Ihmori, l'autre d'Ihmori seul m'ont surtout fourni à cet égard des indications précieuses.

10. Dans leurs recherches sur la pellicule d'humidité qui se dépose à la surface du verre et d'autres corps, publiées en 1886 [1],

---

[1] WARBURG und IHMORI, *Ueber das Gewicht und die Ursache der Wasserhaut bei Glas und anderen Körpern.* (WIEDEMANN'S ANNALEN, 1886, t. XXVII, pp. 481-507.)

Warburg et Ihmori rappellent d'abord que le verre, bon isolateur dans l'air sec, se couvre d'une très mince couche d'eau dans l'air humide. Une partie de cette eau condensée augmente ou diminue suivant les conditions ambiantes et s'évapore si l'on place le verre au sein d'un espace où la tension de vapeur d'eau est nulle : ils la nomment *pellicule temporaire* (« temporäre Wasserhaut »). Une autre partie reste adhérente et ne peut être chassée que par de hautes températures (500° C., d'après Bunsen) : *pellicule permanente* (« permanente Wasserhaut »). C'est de la pellicule temporaire que se sont occupés Warburg et Ihmori, c'est elle aussi qui nous intéresse le plus.

Leurs expériences ont été faites au moyen d'une petite balance, construite par eux-mêmes, d'une merveilleuse sensibilité, déviant de trente divisions par déci-milligramme.

Ils ont constaté ainsi que la quantité d'humidité condensée est, dans les conditions habituelles, de 1-5 millionièmes de gramme seulement par centimètre carré de surface pour du verre ordinaire, soit une couche de 1 à 5 centièmes de micron d'épaisseur; cette quantité s'élève à 20 millionièmes de gramme environ lorsqu'on arrive tout près du point de rosée.

Ajoutons que, d'après les expériences de Bunsen [1], la pellicule *permanente*, c'est-à-dire celle qui est encore retenue par le verre à la tension de vapeur zéro, a une épaisseur du même ordre : environ 1 centième de micron ($0^{\mu}01$).

Pour le sel gemme (de Stassfurt), la pellicule temporaire a été trouvée, par Warburg et Ihmori, analogue à ce qu'elle est chez le verre. Dans les deux cas, elle se forme graduellement en une vingtaine de minutes et disparaît en moins d'une minute au sein d'une atmosphère où la tension de vapeur d'eau est nulle.

Une lame de platine, bien nettoyée, n'a pas présenté de dépôt d'eau appréciable. Des tablettes de gomme laque (« Schellackplättchen ») absorbèrent, au contraire, beaucoup d'eau, et le phénomène dura très longtemps : plus de 0gr07 d'eau par gramme de gomme laque en trois mois.

---

[1] R.-W. Bunsen, *Ueber capillare Gasabsorption.* (Wiedemann's Annalen, 1885, t. XXIV, p. 327.)

Les résultats de Warburg et Ihmori peuvent se résumer de la façon suivante :

1° Certains corps n'attirent pas l'humidité d'une manière sensible : *platine* bien nettoyé, verre protégé par une couche électrolytique de *silice;*

2° D'autres se couvrent assez rapidement (en une vingtaine de minutes) d'une mince pellicule d'eau superficielle : *verre ordinaire, sel gemme.*

Suivant Warburg et Ihmori, le phénomène dépendrait essentiellement ici de la présence de traces de substances étrangères — (alcalis libres dans le verre, chlorure de magnésium dans le sel gemme) — dont les solutions concentrées présentent une tension de vapeur très faible. Aussi la condensation n'a-t-elle pas lieu d'une façon appréciable pour du verre recouvert électrolytiquement d'une couche de silice ou simplement privé d'alcali libre par un lavage à l'eau bouillante;

3° D'autres substances, enfin, condensent l'humidité pendant fort longtemps et finissent par avoir absorbé, de cette manière, des quantités d'eau notables : *gomme laque.*

Dans ce dernier cas, le phénomène n'est très probablement pas limité à la surface. Il s'agit d'hygroscopicité proprement dite.

11. L'étude a été reprise l'année suivante par Ihmori [1]. Après avoir indiqué quelques perfectionnements grâce auxquels la sensibilité de la balance mentionnée au numéro précédent a été portée à deux cents divisions par déci-milligramme, le physicien japonais fait connaître les nouveaux résultats qu'il a obtenus.

La *cire à cacheter* se conduit comme la gomme laque : elle condense relativement beaucoup d'eau, et cela pendant longtemps.

---

[1] Ihmori, *Ueber die Aufnahme des Wasserdampfes durch feste Körper (Hygroskopicität).* (Wiedemann's Annalen, 1887, t. XXXI, pp. 1006-1014.)

Les *métaux recouverts de vernis à la gomme laque* agissent de même.

Les *métaux bien polis* (« blanke Metalle ») condensent à peine l'humidité : le dépôt mesure moins de $0^{\mu}01$; il se fait en peu de temps.

Les *surfaces métalliques oxydées* absorbent relativement beaucoup de vapeur d'eau, et elles la retiennent avec force, au point de n'en rendre qu'une partie lorsqu'on les place dans une atmosphère parfaitement sèche. Cette absorption dure longtemps.

Ihmori s'occupe ensuite d'une façon spéciale de deux substances : l'*agate* et le *cristal de roche*. Il a trouvé que la première absorbe énormément d'humidité, et pendant longtemps : d'après ses pesées, plus de $^1/_{10}$ de milligramme par centimètre carré de surface (ce qui ferait une pellicule de plus de 1 micron d'épaisseur si l'humidité restait uniquement à la surface de l'agate).

Pour le cristal de roche, dans les conditions habituelles, l'absorption est du même ordre que pour le verre ordinaire. Mais lorsque le cristal est parfaitement lavé, l'absorption devient presque nulle. En tous cas, le dépôt d'eau s'y fait très vite; et il diparaît aussi très vite dans un espace à tension de vapeur égale à zéro.

Ainsi que l'auteur l'avait déjà constaté avec Warburg, il ne se dépose pas de pellicule d'humidité appréciable sur le *platine* bien nettoyé.

12. Quelques autres données relatives à l'hygroscopicité se trouvent rassemblées dans la *Physique moléculaire*, de Lehmann, à laquelle je les emprunte [1].

L'*argile* en poudre absorbe fortement la vapeur d'eau (Müller-Erzbach, 1885). Il en est de même pour beaucoup de précipités chimiques : *tout particulièrement l'oxyde de fer* (Erdmann, 1860) [2].

---

[1] O. LEHMANN, *Molekularphysik*, 1889, t. II, pp. 175-187.

[2] PÉAN DE SAINT-GILLES (*Ann. de chim. et de phys.*, 3, t. XLVI, p. 49), s'est aussi occupé de l'hygroscopicité de l'hydrate ferrique.

L'*acier poli*, bien brillant, ne se rouille que difficilement, l'*acier rugueux*, au contraire, très facilement (Bartoli, 1884).

13. Ces faits d'hygroscopicité ne paraissent, à première vue, avoir aucun lien entre eux. Je voudrais essayer, cependant, de les ramener à quelques principes généraux, tout en avouant que la question n'est pas tout à fait de mon domaine.

Dans un espace saturé quelconque, lorsque la tension maximum de la vapeur d'eau est, pour un certain point, moindre qu'ailleurs, une condensation partielle doit se produire en ce point. S'il y a de l'eau en excès, prête à régénérer de la vapeur à mesure qu'elle se condense, une distillation se fera des points à tension maximum élevée vers les points à tension maximum plus faible. C'est la propriété bien connue des parois froides.

Mais une paroi froide n'est pas seule à agir de la sorte. La tension de la vapeur d'eau dégagée par une dissolution saline est toujours inférieure à la tension de la vapeur de l'eau pure à température égale, comme l'ont surtout établi Babo et Wüllner[1]. Il en résulte que *toute substance soluble, mise dans un espace saturé de vapeur d'eau, agira comme une paroi froide et provoquera une condensation d'autant plus considérable que la solution concentrée de la substance présente vis-à-vis de l'eau pure un abaissement plus marqué de la tension maximum* [2].

C'est là précisément ce qui a amené Warburg et Ihmori à expliquer l'action hygroscopique du verre et du sel gemme par la présence d'alcali ou de chlorure de magnésium.

Disons, en outre, que, d'après les théories de van 't Hoff[3], les solutions isotoniques de substances non volatiles auraient même tension de vapeur; et c'est ce que Tammann[4] a confirmé expérimentalement[1]. Si des phénomènes secondaires ne venaient pas compliquer le problème, elles devraient donc aussi présenter même pouvoir hygroscopique.

---

[1] Cf. JAMIN et BOUTY, *Cours de physique*, 1885, 4e éd., t. II, p. 250. — MOUSSON, *Physik*, 1880, t. II, 1, p. 152.

[2] Cf. WARBURG et IHMORI, *loc. cit.*, p. 507.

[3] VAN 'T HOFF, *Zeitschr. f. physik. Chemie*, 1887, t. I, p. 493.

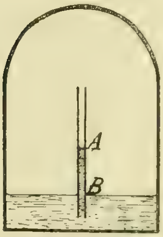
[4] TAMMANN, *Ueber Osmose durch Niederschlagsmembranen.* (WIEDEMANN'S ANNALEN, 1888, t. XXXIV, p. 300.)

14. Une autre cause qu'une diminution de température ou la présence de matières solubles peut encore provoquer un abaissement de la tension de vapeur et doit, par conséquent, être envisagée ici.

Je veux parler de l'influence qu'exerce la forme de la surface d'évaporation.

Sir William Thomson a, je pense, signalé le premier cette conséquence curieuse des actions capillaires — conséquence dont la physiologie n'a pas encore tenu compte, bien qu'elle se manifeste probablement dans plusieurs phénomènes vitaux.

Il ne sera peut-être pas inutile d'entrer à ce sujet dans quelques détails[2].



D'après Clerk Maxwell.

Soit un tube capillaire plongé par sa base dans un liquide, enfermé dans un récipient uniquement rempli par la vapeur que le liquide dégage. Supposons le tout dans un état d'équilibre et la température constante dans tout l'appareil. La pression de la vapeur en B excède celle de A du poids de la colonne de vapeur ayant la hauteur AB. « Il s'ensuit que *la vapeur est en équilibre avec le liquide à une pression plus basse, là où la surface du liquide est concave comme en* A, *que là où elle est plane comme*

---

[1] Cette propriété des solutions de condenser les vapeurs du dissolvant a été employée pour déterminer le poids moléculaire du corps dissous. Voir un travail qui a été inspiré par M. Errera à M. le Dr G. Barger : *A microscopical method of determining molecular weights.* (Trans. Chem. Soc. [1904], t. XXXV, p. 286.) [Note ajoutée lors de l'impression. J.-W. C.]

[2] W. Thomson, *On the equilibrium of vapour at a curved surface of liquid.* (Proc. roy. Soc. Edinburg, 1870.; Philos. Magaz., 1871, t. XLII, p. 448.) — Clerk Maxwell, *La chaleur*, trad. fr. G. Mouret. Paris, 1891, pp. 368-372.

en B[1].» Si je ferme l'extrémité inférieure du tube et que j'enlève une portion du liquide qui s'y trouve, de manière à ne plus atteindre le niveau A, la pression de la vapeur sera trop forte pour le ménisque et il y aura condensation de vapeur dans le tube jusqu'à ce que le niveau soit de nouveau monté en A.

Plus le tube est étroit, plus son ménisque est concave et plus, par conséquent, la tension maximum qu'il peut tolérer est faible. « Sir W. Thomson a calculé que dans un tube dont le rayon serait d'environ un millième de millimètre et dans lequel l'eau s'élèverait d'environ 13 mètres au-dessus du niveau plan, la pression d'équilibre de la vapeur aqueuse serait inférieure à celle qui s'exerce sur une surface plane d'eau d'environ un millième de sa propre valeur[2]. »

Pour avoir une idée de la « paroi froide » à laquelle un tel tube correspond, j'ai comparé ce résultat aux chiffres classiques de Regnault, relatifs à la tension maximum de la vapeur d'eau. Si l'on prend comme base les valeurs qu'il indique pour les températures ordinaires, entre 10 et 20°, on trouve que le tube de $0^{mm}001$ ou 1 μ de rayon diminue la tension maximum autant que le ferait un abaissement de température de $^1/_{100}$ à $^2/_{100}$ de degré centigrade. C'est peu, sans doute, mais il n'est pas invraisemblable qu'un si faible écart amène pourtant une condensation sensible, si l'on songe qu'il agit d'une manière continue et que, d'ailleurs, dans l'hygromètre à condensation de Regnault, il suffit d'une variation de température de moins de $^1/_{20}$ de degré pour produire un dépôt net de rosée.

On est donc porté à admettre, avec Thomson, que l'absorption de l'humidité de l'air par des substances organiques, telles que le coton, le drap, etc., à des températures bien supérieures à celle qui correspond à la rosée, peut s'expliquer par la condensation de l'eau dans les interstices extrêmement fins des tissus.

---

[1] Clerk Maxwell, *loc. cit.*

[2] Idem, *ibid.*

Maxwell ajoute : « Nous pouvons aussi appliquer le principe de Sir W. Thomson au phénomène de l'évaporation d'une petite goutte de liquide. Dans ce cas, la surface du liquide est convexe...» Une telle surface aura un effet précisément inverse de celui de la surface concave, et au lieu d'abaisser la tension maximum, elle l'augmentera : la surface concave facilite la condensation, la surface convexe favorisera l'évaporation; celle-là agit comme une « paroi froide », celle-ci produira le même résultat qu'une élévation légère de température. « *Une goutte pourra donc s'évaporer dans un air suffisamment humide, alors qu'une surface plane provoque la condensation de la vapeur d'eau contenue dans cet air*[1]. » Cette remarque relative aux gouttes s'applique à toute surface humide convexe; elle doit, par conséquent, entrer en ligne de compte lorsqu'il s'agit d'expliquer la transpiration des plantes dans une atmosphère saturée, constatée par différents auteurs.

Van der Mensbrugghe[2] a décrit récemment plusieurs faits qu'il rattache à la théorie de Sir W. Thomson, en attendant, comme il le fait espérer, qu'il apporte en sa faveur des preuves expérimentales décisives. Il insiste sur ce point que les substances hygroscopiques — abstraction faite de toute action chimique — présentent de petits interstices capillaires et ultra-capillaires où la condensation de la vapeur d'eau doit se faire plus aisément que sur des surfaces planes, conformément à la théorie. Il en énumère une série d'exemples : cordes, copeaux, poudres fines, cheveux, etc.

Ayant eu l'occasion de causer avec mon savant collègue M. Van der Mensbrugghe des expériences d'Ihmori qui démontrent l'hygroscopicité de l'agate, il m'a fait remarquer que cette substance offre aussi une structure fibro-radiée et réalise admirablement les conditions nécessaires à l'absorption de l'humidité, d'après le principe de Thomson.

---

[1] Clerk Maxwell, *loc. cit.*, p. 372.

[2] G. Van der Mensbrugghe, *Sur la condensation de la vapeur d'eau dans les espaces capillaires*, 1re part. (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 1890, t. XIX, n° 2, p. 101.)

Il faut sans doute ramener au même principe l'hygroscopicité du camphre que mes expériences sur le *Phycomyces* ont fait découvrir et que l'un de mes anciens élèves, M. Clautriau, a démontrée directement [1]. Le camphre, en effet, est formé de parcelles cristallines enchevêtrées qui doivent laisser dans la masse beaucoup d'intervalles ultra-capillaires.

15. D'après ce qui précède, nous pouvons grouper d'une manière simple les phénomènes d'hygroscopicité, en les subordonnant tous à ces deux causes : *affinité chimique pour l'eau* et *abaissement de la tension de vapeur maximum*. L'acide sulfurique, l'acide phosphorique, le sulfate de cuivre anhydres s'hydratent avec énergie et certainement en vertu d'attraction chimique. Mais dans tous les cas où il s'agit d'une hygroscopicité physique, nous avons vu que le phénomène se réduit à un abaissement de la tension maximum. Ainsi s'explique à la fois la condensation de la vapeur d'eau par les parois froides, par les sels et autres substances solubles, et aussi (d'après les idées de Thomson) par les corps à structure poreuse et capillaire.

Seulement cette classification, pas plus qu'aucune autre en histoire naturelle, ne prétend à une rigueur absolue. Comme partout, il y a des cas intermédiaires. Par exemple : l'acide sulfurique anhydre agit sans doute par affinité chimique ; l'acide sulfurique très dilué n'agit plus, comme nous le savons par les déterminations de Regnault [2], qu'en diminuant la tension maximum. Où tracer exactement la limite ? Le chlorure de calcium n'attire pas seulement l'eau par l'abaissement de tension maximum, comme tout autre chlorure soluble ; il a, en outre, une action en quelque sorte *personnelle*, chimique, qui en fait un dessiccateur puissant. L'oxyde de fer s'hydrate chimiquement, en même temps que sa surface irrégulière doit le faire agir comme corps poreux.

---

[1] Voir ci-après, n° **56** et annexe I.

[2] *Comptes rendus*, t XX, p. 1127.

En théorie, on pourrait considérer la formation d'*hydrates définis* comme le caractère propre de l'hygroscopicité chimique; mais un tel critérium est bien difficile à appliquer. Quant à la possibilité d'enlever l'eau en mettant le corps hygroscopique dans un espace où la tension de vapeur est nulle, on ne peut guère y songer comme caractère distinctif; car beaucoup d'hydrates véritables se décomposent à l'air sec ou dans le vide.

Sous ces réserves, l'on arriverait donc à la classification suivante :

I. — Hygroscopicité physique : la condensation de la vapeur d'eau résulte d'un abaissement de la tension maximum.

1. *Condensation par les parois froides.*

2. *Condensation par capillarité* (hygroscopicité capillaire) : corps poreux, capillaires et ultra-capillaires. — Ici, la substance hygroscopique n'est pas dissoute par l'eau condensée. L'action se fait peu à peu et dure pendant fort longtemps. On pourrait distinguer la *capillarité proprement dite* et l'*imbibition*, suivant que l'eau pénètre dans des espaces capillaires préexistants ou qu'elle se fraye une route en écartant les molécules de la substance.

3. *Condensation par osmose* (hygroscopicité osmotique) : tous les corps solubles dans l'eau doivent, en vertu de leur pouvoir osmotique, attirer l'eau. Lorsqu'aucun phénomène secondaire n'intervient, les solutions isotoniques (des substances non volatiles), ayant même tension de vapeur auront aussi même pouvoir hygroscopique. — Ici, il y a dissolution et dilution de la substance hygroscopique par l'eau condensée. Cette action hygroscopique, lorsqu'elle intervient seule, est assez faible et généralement éphémère, la substance primitive se diluant rapidement par l'eau absorbée et perdant ainsi son efficacité.

II. — Hygroscopicité chimique : la condensation de la vapeur d'eau résulte d'affinité chimique. Il se forme un hydrate.

16. — Afin de faciliter les recherches, je réunis sous forme de tableaux un certain nombre de données sur l'hygroscopicité. Je n'ai indiqué le nom des observateurs que pour les substances dont l'hygroscopicité n'est pas généralement connue ; les références bibliographiques sont faciles à trouver dans les paragraphes précédents. Pour les substances qui sont mentionnées dans tous les ouvrages et dont quelques-unes seulement figurent dans nos tableaux, aucun nom d'auteur n'était nécessaire.

A. — *Hygroscopicité nulle.*

SUBSTANCES.		OBSERVATEURS.
Surfaces métalliques bien polies.	Platine bien nettoyé.	Warburg et Ihmori, *loc. cit.*; Ihmori, *loc. cit.*
	Laiton bien poli	Ihmori, *loc. cit.*
	Acier bien poli	—
	Nickel	—
Quartz (cristal de roche) parfaitement propre. .		—
Verre recouvert électrolytiquement de silice. .		Warburg et Ihmori, *loc. cit.*
Verre sans alcali libre		—
Verre ordinaire privé d'alcali libre par un lavage à l'eau bouillante.		—
Thymol		Clautriau (voyez annexe I).

B. — *Hygroscopicité capillaire.*

(Groupe I, 2 de notre classification).

SUBSTANCES.	OBSERVATEURS.
Cheveux	de Saussure, etc.
Fanons de baleine	—
Gélatine	—
Bois, copeaux	—
Cordes.	—
Papier.	—
Poudres fines diverses	—
Ivoire	Van der Mensbrugghe, *loc. cit.*, etc.

SUBSTANCES.	OBSERVATEURS.
Corne	Van der Mensbrugghe, *loc. cit.*, etc.
Baudruche	—
Soie	—
Poils des animaux, flocons de laine	—
Peaux préparées, parchemin	—
Tissus végétaux divers; barbes tordues des Graminées, etc.	—
Étoffes de laine, de coton, etc.	—
Gomme laque	Warburg et Ihmori, *loc. cit.*
Métaux vernis à la gomme laque.	Ihmori, *loc. cit.*
Cire à cacheter	—
Agate	—
Argile en poudre	Müller-Erzbach (in *Lehmann*, t. II, p. 184).
Camphre	Clautriau (voyez annexe I.)

C. — *Hygroscopicité osmotique.*

(Groupe I, 3 de notre classification.)

Toutes les substances solubles dans l'eau.

C'est probablement à ce groupe que se rattachent les substances comme le verre ordinaire et le sel gemme de Stassfurt, dont l'hygroscopicité est due, d'après Warburg et Ihmori, à des traces de substances étrangères solubles.

D. — *Hygroscopicité chimique.*

(Groupe II de notre classification.)

(*N. B.* — Les corps de cette catégorie, en absorbant de l'eau, passent graduellement à la catégorie précédente à mesure qu'ils se diluent de plus en plus.)

SUBSTANCES.

Acide sulfurique concentré.

Acide phosphorique anhydre.

Alcool absolu.

Glycérine concentrée.

SUBSTANCES.		OBSERVATEURS.
Potasse.		
Chaux vive.		
Chlorure de calcium.		
Chlorure de zinc.		
Sulfate de cuivre anhydre.		
Azotate de cuivre sec.		
Oxyde de fer		Erdmann (in *Lehmann*, t. II, p. 184).
Surfaces métalliques oxydées.	Laiton laissé plusieurs semaines à l'air.	Ihmori, *loc. cit.*
	Acier terni à l'air.	—

CHAPITRE IV.

Partie expérimentale.

A. — Méthode.

17. Après nous être ainsi orientés au sujet des questions d'hygroscopicité, la marche à suivre se présente d'elle-même. Il faut varier de diverses manières les expériences d'Elfving, multiplier le nombre des substances essayées et voir si les attractions et les répulsions présentent un parallélisme complet avec les phénomènes hygroscopiques. De même que les surfaces mouillées, qui émettent de l'humidité, repoussent les filaments sporangifères de *Phycomyces*, les substances hygroscopiques qui absorbent l'humidité attirent-elles ces filaments? Toute variation dans l'aptitude d'un corps à condenser la vapeur d'eau se traduit-elle par une variation concomitante dans son aptitude à agir sur le *Phycomyces?*

C'est par cette voie seulement que l'on pouvait espérer résoudre le problème et démontrer la vraie nature de « l'action physiologique à distance » décrite par Elfving.

La présence de spores de *Mucor stolonifer* en assez grande quantité dans l'atmosphère de mon laboratoire, pendant l'hiver dernier, y rendait difficile l'exécution simultanée d'un nombre considérable de cultures de *Phycomyces,* comme il les fallait pour ces expériences — le *stolonifer* s'attaquant aux autres Mucorinées de la façon la plus gênante. Plutôt que de tenter contre l'envahisseur une lutte de tous les instants, j'ai préféré battre temporairement en retraite et j'ai profité, pour la majeure partie de ces recherches, de l'hospitalité que mon collègue M. le professeur Heger a bien voulu m'accorder, de la façon la plus obligeante, dans le laboratoire de physiologie animale. Je lui dois pour cette grande amabilité les remercîments les plus sincères et les plus vifs.

Je tiens aussi à remercier ici l'un de mes anciens élèves, M. J. Massart, docteur en sciences et en médecine, qui m'a aidé, dans l'exécution de ces expériences, avec une complaisance et une habileté auxquelles je suis heureux de rendre hommage.

18. Il y a peu de chose à dire, d'une façon générale, sur les dispositifs adoptés. Les détails nécessaires seront mentionnés dans la suite pour chaque série d'expériences.

A moins d'indication contraire, les cultures de *Phycomyces* ont été faites sur du pain qui avait ordinairement été arrosé de décoction de pruneaux, préparée de la façon suivante :

Deux cent cinquante grammes de pruneaux secs, de bonne qualité, sont privés de leurs noyaux et découpés au moyen de ciseaux ; on y ajoute 15 grammes de glycose du commerce et 1 litre d'eau. Bouillir. Décanter. Verser la décoction encore bouillante sur les pains. Ensemencer après refroidissement.

Bien bouillie dans des ballons bouchés à l'ouate, la décoction de pruneaux se conserve pendant longtemps.

J'ai fait quelques essais de culture sur des petits pains stérilisés par un séjour d'un quart d'heure dans l'autoclave à 115°. Le résultat ne m'a pas semblé favorable : le *Phycomyces* a poussé moins vite et est devenu moins vigoureux que sur les pains témoins, non stérilisés. Et la stérilisation ne diminue pas les chances d'infection par les spores de *Penicillium* de l'air.

Une même culture peut servir à plusieurs expériences consécutives, à condition d'être chaque fois *tondue* au moyen de ciseaux bien propres. Une nouvelle poussée vigoureuse se produit après la tonte, surtout si l'on a soin d'arroser avec un peu d'eau récemment bouillie ou, mieux, avec la décoction de pruneaux.

Toutes les expériences ont été faites dans des armoires parfaitement obscures, afin d'éviter l'héliotropisme.

Le géotropisme, en revanche, n'a pas été éliminé. Il tendait sans cesse à redresser les filaments fructifères dans la direction de la verticale, et les courbures hydrotropiques observées ont toujours eu à le vaincre d'abord. C'est là plutôt un avantage qu'un inconvénient. On empêche ainsi les actions hydrotropiques les plus faibles, dues à des causes accidentelles, de se manifester, et l'on a devant soi des résultats d'autant plus frappants. L'intervention du géotropisme négatif fait donc gagner en netteté aux expériences ce qu'elle leur fait perdre en sensibilité. On verra que, malgré cela, la sensibilité hydrotropique du *Phycomyces* reste prodigieuse.

Les expériences ont duré de fin janvier à fin mai. L'hiver, le laboratoire était généralement chauffé, souvent même pendant la nuit. La température, au voisinage des cultures, a varié, dans les diverses expériences, de 10-12° à 16-18°. Même la nuit, le thermomètre à minima est rarement descendu au-dessous de 10°; il n'est tombé qu'une fois à + 7°. Comme Elfving [1], c'est entre 15 et 20° que j'ai obtenu les réactions les plus rapides et les plus énergiques. Mais à la température de 13-15° qui régnait pendant un grand nombre de mes essais, le tropisme dont nous nous occupons se manifeste encore avec une netteté parfaite.

Sauf mention contraire, les cultures en expérience étaient placées dans les armoires noires sans être recouvertes d'une cloche. L'air était maintenu humide en arrosant souvent l'intérieur des armoires. Il va de soi que l'on faisait attention de répartir l'humidité aussi symétriquement que possible tout autour des cultures. On verra, du reste, en parcourant les résultats de nos expériences, qu'il n'y a pas à craindre de cause d'erreur sensible de ce côté.

L'état hygrométrique de l'air dans les armoires a été fréquemment déterminé au moyen du psychromètre. Les chiffres obtenus pour $\frac{f}{F}$ [2] oscillent autour d'une moyenne de 85, avec 76 et 92 comme variations extrêmes (l'air saturé étant représenté par 100). L'atmosphère était donc relativement riche en vapeur d'eau, ce qui est nécessaire pour que la Mucorinée pousse vigoureusement.

---

[1] *Op. cit.*, p. 12.

[2] $\frac{f}{F}$ représente l'état hygrométrique ou *fraction de saturation*, f étant la tension effective de la vapeur d'eau dans l'air, et F la tension maximum pour la température considérée.

Les corps dont il s'agissait d'étudier l'influence sur la croissance du *Phycomyces* ont été attachés, dans certains cas, à l'exemple d'Elfving, à un gros morceau de liège embroché à une longue aiguille qui était piquée elle-même dans le bord d'un large bouchon sur lequel était placée la culture. Afin d'éviter le voisinage du fer, l'objet en expérience était toujours fixé au morceau de liège au moyen d'un fil de cuivre ou de laiton. C'est ce que j'appellerai, dans la suite, *fixation au fil de cuivre*. Ce procédé est préférable à celui que j'avais essayé d'abord et qui paraît avoir été employé par Elfving : il consistait à coller les lames métalliques sur le liège par du baume de Canada. Car il arrive souvent que le baume cède et que la lame se détache. De plus, on a vu au nº 5 que plusieurs résines exercent une action attractive sur le *Phycomyces*, tandis que le cuivre n'en exerce aucune.

Dans d'autres expériences, les objets étaient maintenus au-dessus des cultures au moyen de supports métalliques. Ces supports, fabriqués exprès, étaient formés exclusivement de laiton et de cuivre rouge. Pour éviter les courants thermiques ou électriques qui auraient pu être provoqués par des contacts métalliques, les objets à expérimenter n'étaient pas tenus directement par les pinces en laiton, mais bien par l'intermédiaire de petits morceaux de liège. Je désignerai ce dispositif sous le nom de *fixation au support en laiton*.

Près de deux cents expériences ont été faites sur le *Phycomyces*, et les résultats se sont montrés remarquablement nets et concluants, ainsi qu'on en jugera dans la suite. Un grand nombre d'expériences ont été photographiées (quelques-unes par moi ; la plupart sous ma direction, par un habile photographe, M. Hellemans, de Bruxelles) ; les clichés les plus intéressants sont reproduits ici par la phototypie, sans aucune espèce de retouche. Il faut remarquer que les dessins ou les clichés, même les mieux réussis, ne donnent qu'une idée imparfaite de l'aspect de ces expériences, parce qu'ils ne présentent que la vue d'un seul côté : ils ne peuvent rendre l'effet de convergence générale, si marqué de toutes parts autour des objets qui attirent le *Phycomyces.*

B. — **Expériences sur le** *Phycomyces.*

a) MÉTAUX.

19. C'est du *fer* que nous nous occuperons d'abord.

Il est facile de prouver que tout ce qui protège la surface du fer contre la rouille diminue du même coup l'attraction qu'il exerce sur le *Phycomyces.* En employant comparativement un morceau de *fer ordinaire* et un morceau de *fer couvert d'un vernis* noir à l'alcool, on voit que l'attraction, très nette vers le premier, est presque nulle pour le second. Cependant, comme nous savons par les expériences d'Ihmori que le vernis lui-même est assez hygroscopique, il vaut mieux protéger le fer au moyen d'une substance qui n'attire pas du tout l'humidité.

20. Voici à cet égard une expérience qui me paraît décisive. Le 17 avril, à midi, on fixe au moyen des supports en laiton (**18**), au-dessus de quatre cultures semblables :

1° une lame d'*acier rugueux* (c'est-à-dire non poli) ;

2° une lame d'*acier parfaitement poli*, provenant de la même feuille d'acier que la précédente ;

3° une lame d'*acier soigneusement nickelé* et poli ;

4° une lame de *laiton poli.*

Le lendemain, à midi (température dans l'armoire au voisinage des cultures : thermomètre à boule sèche : 17°5 ; idem à boule mouillée : 16°2 ; soit un état hygrométrique = 87), on constate que :

l'acier rugueux a exercé une attraction nette ;

l'acier poli, une trace d'attraction seulement ;

l'acier nickelé, comme le laiton, aucune attraction.

Ainsi, la pellicule extrêmement mince de nickel, déposée par l'électrolyse à la surface de l'acier, suffit à rendre celui-ci aussi inactif que le laiton.

Les lames d'acier rugueux et d'acier nickelé ont été pesées avec soin avant et après l'expérience : l'acier rugueux a augmenté de $3^{mgr}5$ environ, tandis que l'acier nickelé a conservé son poids à $^1/_{10}$ de milligramme près. L'accroissement de poids ne peut être dû qu'à l'oxydation du métal et à l'absorption, par lui, de vapeur d'eau. Mais nous savons (**8**) que son oxydation elle-même se fait aux dépens de l'eau. Donc, de toute façon, l'augmentation de poids de notre lame d'acier rugueux prouve qu'elle provoque autour d'elle des courants centripètes de vapeur d'eau.

Un autre résultat de notre expérience mérite d'être souligné : l'acier bien poli qui, comme nous l'avons vu (**12**), s'oxyde beaucoup plus difficilement que l'acier non poli, exerce aussi sur le *Phycomyces* une attraction incomparablement moindre; souvent même cette attraction est tout à fait nulle.

21. L'expérience rapportée au numéro précédent a été répétée un grand nombre de fois, et toujours avec un résultat semblable. C'est ce que montrent les phototypies de la planche I : la figure 1 représente l'attraction exercée par l'acier rugueux; la figure 2, l'absence d'attraction dans le cas de l'acier poli; la figure 3, l'absence d'attraction dans le cas de l'acier nickelé ; la figure 4, l'absence d'attraction dans le cas du laiton.

Si l'on prolonge l'expérience, on remarque que la lame d'acier poli commence à se rouiller après plusieurs jours, comme la lame d'acier rugueux le fait dès le début, et la pellicule de nickel de l'acier nickelé finit par se détacher par places. En même temps, ces deux lames exercent une attraction de plus en plus marquée, presque toujours faible en comparaison de l'acier non poli. On voit par là que les moindres défauts dans le polissage ou dans le nickelage peuvent donner lieu à des phénomènes d'attraction ; pour obtenir des résultats vraiment frappants, il faut que les lames soient récemment et soigneusement nickelées ou polies. C'est pour cela sans doute que l'effet si manifeste du polissage de la surface n'a point été constaté par Elfving (**4**).

22. Nous avons aussi expérimenté avec une lame d'*acier à surface mate*, *lisse*, mais non polie, provenant de la même feuille d'acier que les lames rugueuse et polie. Son attraction est faible, mais incontestable, intermédiaire entre celle de l'acier rugueux et celle de l'acier poli, ainsi que l'on pouvait s'y attendre.

23. Pour ces diverses expériences, il convient de ne point employer de lames métalliques de trop grandes dimensions. Celles que j'ai adoptées après quelques essais avaient environ 8 centimètres de long sur 4 de large et $2^{mm}8$ d'épaisseur. Il m'a semblé que les lames très longues donnaient des résultats moins bons, parce que l'endroit vers lequel elles attirent les filaments de *Phycomyces* est moins nettement déterminé.

24. Les aiguilles en *fer étamé* du commerce, piquées dans une culture, attirent le *Phycomyces* presque aussi énergiquement que le fer ordinaire. Elles se rouillent d'ailleurs très fortement à l'air humide.

25. Le *laiton poli* et bien propre n'exerce, comme nous l'avons dit, pas la moindre attraction. Mais le *laiton sale* attire très légèrement, ce qui est encore conforme aux données de la physique sur l'hygroscopicité (voyez plus haut **16**, tableau *D*).

26. Pas plus qu'Elfving, je n'ai observé d'attraction pour le *platine*. Avec une lame de *plomb*, j'ai obtenu une attraction extrêmement faible, douteuse. Trois petits bouts de ruban de *magnésium*, à surface assez brillante, fixés au moyen du support en laiton et placés au-dessus d'une culture, se sont oxydés peu à peu [1] et m'ont paru exercer une attraction certaine après plusieurs jours d'expérience.

---

[1] « Le magnésium est complètement inaltérable à l'air sec; il s'oxyde lentement à la surface sous l'influence de l'humidité. » « La magnésie (MgO), exposée à l'air, absorbe à la fois l'humidité et l'acide carbonique. » (Würtz, *Dictionnaire*, p. 268.)

b) AGATE ET QUARTZ.

27. Le quartz et l'agate, quoique formés tous deux de silice, présentent, nous l'avons vu (**11**), un remarquable contraste au point de vue hygroscopique : l'agate condense fortement l'humidité, le cristal de roche presque pas. Il était donc fort intéressant d'expérimenter leur action directrice sur le *Phycomyces*.

Nous avons fait usage de pilons d'agate, tels qu'on les trouve communément dans les laboratoires, d'un gros cristal de quartz enfumé et d'une sphère en cristal de roche très pur, obligeamment prêtée par M. Stas. La fixation a lieu au moyen du fil de cuivre.

Le résultat est tout à fait frappant. Le *quartz* n'exerce aucune espèce d'attraction, tandis que les filaments de *Phycomyces* sont attirés par l'*agate* aussi manifestement que par le fer : ils convergent de toutes parts et paraissent sentir l'attraction jusqu'à une distance de 2 centimètres au moins. Les filaments qui dépassent l'agate font une inflexion nette vers le bas et croissent pendant quelque temps horizontalement au voisinage de la surface supérieure du pilon (pl. II, fig. 6). Cette direction est due évidemment à l'action combinée de l'agate et du géotropisme.

Pour que l'expérience réussisse parfaitement, il faut que le morceau d'agate soit bien sec. Lorsqu'il a servi un certain nombre de fois, il retient toujours de l'humidité, qu'il est difficile de lui enlever, même en le chauffant, et son action attractive devient moins énergique. Le contraste avec le quartz n'en demeure pas moins manifeste, et je considère cette double expérience, que j'ai répétée une demi-douzaine de fois, comme l'une des plus significatives en faveur de la théorie hygroscopique.

c) KAOLIN.

28. On connaît l'avidité des vases de pile pour l'eau. Il était naturel de supposer qu'ils exerceraient sur le *Phycomyces* une attraction manifeste. C'est ce que l'expérience confirme.

Les *vases de pile* qui nous ont servi sont de petites dimensions : 7 centimètres de long sur 2 de diamètre. Ils ont été fournis par la maison Leybold, de Cologne, et sont composés, d'après ses renseignements, d'argile réfractaire pure, soigneusement lavée et cuite à une température élevée. Si, au moyen de fil de cuivre, on en fixe un, bien sec, au-dessus d'une culture, il l'attire de la façon la plus énergique (pl. II, fig. 7) : les filaments exécutent de fortes courbures pour se rapprocher du vase poreux et venir s'appliquer sur lui.

Telle est l'intensité de son action que, même assez fortement imbibé d'eau, il attire encore. C'est seulement lorsque le vase est tout à fait humide que son action devient répulsive : les filaments de *Phycomyces*, au lieu de s'appliquer sur lui, se tiennent alors à une distance de 2-5 millimètres de sa surface. Cette répulsion n'est pas très énergique, puisque avec le plâtre humide les filaments sont repoussés dans les mêmes conditions à 7-15 millimètres de la surface (pl. V, fig. 19).

29. On peut également faire usage de *lames de kaolin*, préparées au moyen d'un mélange de kaolin et d'eau que l'on étend sur du papier en une couche de $^1/_2$ centimètre environ d'épaisseur et qu'on laisse sécher d'abord sur la table, puis sur le poêle, à une douce température. Les phénomènes d'attraction ne sont pas moins frappants qu'avec les vases de pile, comme on en peut juger (pl. II, fig. 8). L'attraction est au moins aussi forte que vers une lame de fer mise dans les mêmes conditions, et souvent même plus forte.

Il ne restait plus qu'à confirmer, par des pesées directes, la réalité du pouvoir hygroscopique de notre lame de kaolin. Placée au-dessus d'une culture de *Phycomyces*, elle a gagné plus de 1 gramme en un jour trois quarts.

d) PORCELAINE ET VERRE.

30. Dans les expériences que nous avons encore à relater, les substances solides ou liquides dont nous voulions éprouver l'action ont souvent été mises dans de petits godets en porcelaine. Il importait donc de savoir si la *porcelaine* n'a point de pouvoir attractif par elle-même.

Le résultat a été constamment négatif. Ni les capsules de porcelaine de Bayeux, ni les godets de porcelaine ordinaire (pl. III, fig. 9) n'attirent les filaments de *Phycomyces*.

Cependant la présence du petit pot de porcelaine peut, *d'une façon indirecte*, modifier la direction de croissance. Nous avons vu (**8**) que les filaments de *Phycomyces*, en vertu de leur hydrotropisme négatif, se repoussent mutuellement; de là la divergence des cultures en forme de bouquet (pl. II, fig. 5). Aux endroits où les filaments sont entourés de toutes parts d'autres filaments semblables, les actions se compensent et la croissance sera verticale. Mais pour peu qu'un vide existe dans la culture, les filaments du voisinage ne se trouveront plus influencés symétriquement, et seront ainsi déjetés d'un côté. C'est ce qui a lieu au bord de la culture; c'est ce qui doit se produire aussi pour l'espace vide qui existe au-dessus du pot de porcelaine. L'effet est bien visible sur la photographie (pl. III, fig. 9).

Avec un peu d'attention, cet effet ne saurait être pris pour une attraction exercée par la porcelaine. Car on ne voit point les filaments s'infléchir vers la surface du godet lui-même, comme ils le feraient vers une substance attirante. En outre, cette obliquité des filaments est, comme on le comprend sans peine, tout au plus de même ordre que celle que l'on remarque à la périphérie de la culture (pl. III, fig. 9), tandis qu'une attraction véritable serait beaucoup plus marquée (pl. III, fig. 11; pl. IV, fig. 13).

Il n'en résulte pas moins qu'il y a là une cause d'erreur possible, et que l'on ne devra enregistrer, dans les expériences faites avec les godets de porcelaine, que les attractions tout à fait indiscutables.

31. Si notre théorie est exacte, il n'est pas difficile de neutraliser cette apparente action du vide en remplissant le pot de porcelaine d'eau distillée. Celle-ci agira par sa légère évaporation comme le feraient des filaments de *Phycomyces*. Ainsi se trouvera contrebalancée la répulsion unilatérale, et la croissance des filaments à l'entour du pot restera sensiblement verticale. L'expérience confirme cette prévision (pl. III, fig. 10).

32. Nous rapporterons également ici nos expériences au sujet de l'action du *verre*.

On se souvient que, d'après Warburg et Ihmori (**10**), le verre ordinaire présente une hygroscopicité extrêmement faible; il la doit, selon toute apparence, aux traces d'alcali libre qu'il y a à sa surface. Un lavage à l'eau bouillante suffit à lui faire perdre ce léger pouvoir hygroscopique, qui ne se manifeste, d'ailleurs, que pendant une vingtaine de minutes.

Une action si faible et, surtout, si fugitive ne saurait guère amener chez le *Phycomyces* une courbure appréciable, puisque la courbure est liée à la croissance des filaments. Aussi n'ai-je constaté aucune attraction indubitable pour le verre, qu'il fût fraîchement soufflé au chalumeau, ou lavé pendant cinq minutes à l'eau bouillante.

Elfving (**5**), qui a fait beaucoup d'essais sur le verre, n'a obtenu qu'une seule fois une attraction certaine, quoique faible, en employant une lame de verre conservée depuis douze ans. Il est permis de supposer que, pendant ce long espace de temps, des impuretés ont pu se déposer à sa surface.

Je ne veux point nier cependant que l'hygroscopicité du verre ne puisse, à la rigueur, amener une flexion chez des filaments de *Phycomyces* très sensibles, à croissance exceptionnellement vigoureuse. Car j'ai vu une autre courbure, la courbure haptotropique, se produire déjà au bout de quelques minutes [1]; et le fait a été confirmé par Wortmann [2]. Mais, jusqu'ici, je n'ai jamais observé, pour l'hydrotropisme, de réactions aussi rapides que pour l'haptotropisme.

---

[1] Errera, *Grosse Wachsthumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces.* (Bot. Zeit., 1884, p. 17 du tiré à part.)

[2] Wortmann, *Z. Kenntn. d. Reizbewegungen.* (Bot. Zeit., 1887, p. 6 du tiré à part.)

e) SELS DÉLIQUESCENTS.

33. Le *sulfate de cuivre anhydre*, blanc, produit une attraction, d'abord modérée, puis de plus en plus forte. Après deux ou trois jours, elle est très énergique et les filaments de *Phycomyces* se couchent presque à la surface du sel (pl. IV, fig. 13)[1]. En même temps, celui-ci se boursoufle et bleuit, ayant absorbé beaucoup d'humidité.

L'expérience se fait en remplissant de sulfate de cuivre un godet de porcelaine, pareil à ceux dont il vient d'être parlé (**30**). La fixation a lieu au moyen de fil de cuivre.

34. Pour l'*azotate de cuivre*, qui est fort déliquescent, nous avons procédé de la même manière et observé une attraction presque aussi manifeste. On remarque cependant que la croissance du *Phycomyces* est ralentie au voisinage immédiat du godet à azotate, sans doute à cause des vapeurs nitriques que le sel dégage et que l'on sent très nettement dans le grand flacon d'où il provient. Cette action pernicieuse de l'azotate de cuivre peut aller, lorsque la culture n'est pas très vigoureuse, jusqu'à en arrêter la croissance. Dans ce cas, naturellement, il ne se produit aucune courbure.

35. Les résultats obtenus avec d'autres corps déliquescents : *chlorure de calcium*, *chlorure de zinc*, *potasse caustique*, mis en expérience dans des godets ou de petites capsules de porcelaine sont beaucoup moins concluants qu'avec l'azotate ou le sulfate de cuivre.

C'est ainsi que la potasse caustique m'a donné une fois une attraction très nette, mais seulement à partir du deuxième jour : les filaments s'incurvaient presque horizontalement au-dessus du godet. Il s'agissait de potasse caustique pulvérisée, sèche, et d'une culture vigoureuse, bien arrosée. D'autres fois, il n'y a pas eu d'attraction : il est vrai que la potasse n'était pas aussi sèche que dans le premier cas, et les cultures étaient peut-être moins vigoureuses.

---

[1] Il faut regarder la photographie à la loupe pour se rendre compte de l'inflexion des filaments situés en arrière du pot.

Le chlorure de calcium m'a présenté une fois une attraction très légère; dans deux autres expériences, de même que pour le chlorure de zinc, le résultat a été négatif ou, au moins, fort douteux. Du reste, le voisinage de ces deux sels, et même celui de la potasse, m'a semblé nuire au développement du *Phycomyces*. J'ai parfois constaté comme un vide dans la culture autour de la capsule de porcelaine renfermant la potasse, le chlorure de calcium ou le chlorure de zinc.

Je ne sais trop à quoi attribuer le peu d'action de ces substances. Tout en ne provoquant pas de courbure chez le *Phycomyces*, elles absorbaient bientôt de grandes quantités d'humidité : peut-être dégageaient-elles de la vapeur d'eau lorsqu'elles s'échauffaient par suite des légères fluctuations de la température, au lieu de continuer à en condenser. Peut-être aussi faut-il tenir compte de la chaleur qu'elles produisent elles-mêmes en s'hydratant et qui devait tendre à éloigner les filaments, puisqu'ils sont négativement thermotropiques ? On verra tout de suite que ce facteur n'est probablement pas négligeable.

f) ACIDE SULFURIQUE.

36. Toutes nos expériences ont été faites en mettant l'acide dans les godets de porcelaine déjà mentionnés à plusieurs reprises, et en fixant ceux-ci au-dessus des cultures au moyen de fil de cuivre.

D'accord avec nos prévisions, les filaments sont attirés par l'*acide sulfurique*. Mais, chose curieuse, l'attraction est plus énergique vers l'acide dilué que vers l'acide pur. Cela ressort clairement de diverses expériences concordantes. J'en citerai deux.

37. Le 27 février 1891, on met en expérience, au-dessus de trois cultures fraîchement tondues :

1° Un godet avec de l'acide sulfurique pur et blanc (densité de l'acide = 1.837, ce qui répond à 97.76 °/₀ d'acide monohydraté, SO^4H^2) ;

2° Un godet avec un mélange de 2 volumes de cet acide et 1 volume d'eau distillée ;

3° Un godet avec un mélange de 1 volume de cet acide et 2 volumes d'eau distillée.

On a eu soin de laisser refroidir les mélanges avant de les verser dans les godets.

Après un jour, l'attraction est manifeste, mais inégale pour les trois acides ;

Deux observateurs notent, sans se concerter, qu'elle est la plus forte pour l'acide aux $^2/_3$;

Moindre pour l'acide au $^1/_3$;

Plus faible encore pour l'acide pur.

Le lendemain, l'attraction est devenue extrêmement intense : elle demeure la plus forte et la plus générale pour l'acide aux $^2/_3$; elle est à peine moins forte pour l'acide pur ; très forte aussi, mais pas tout à fait aussi générale pour l'acide au $^1/_3$.

Enfin, le 2 mars, il n'y a plus de différence nette entre les trois cultures.

L'augmentation de volume de l'acide est différente dans les trois godets. C'est l'acide pur qui a absorbé le plus d'eau ; l'absorption n'a été qu'un peu plus faible pour l'acide aux $^2/_3$; et sensiblement moindre pour l'acide au $^1/_3$.

38. Dans une seconde expérience, le contraste a été plus frappant encore.

Le 9 mars, on dispose au-dessus de deux cultures fraîchement tondues :

1° Un godet avec acide sulfurique pur ;

2° Un godet avec le même acide étendu de son volume d'eau.

Le 10, il y a une attraction modérée vers l'acide à 50 °/₀ ; aucune attraction vers l'acide pur. Le 11, on photographie l'expérience : l'attraction est très forte pour l'acide à 50 °/₀ (pl. III, fig. 11), tandis que, pour l'acide pur, elle est assez forte seulement (fig. 12). L'expérience a été poursuivie jusqu'au 13 mars et l'attraction de l'acide à 50 °/₀ l'emporte encore toujours un peu sur l'autre. En revanche, c'est l'acide pur qui a le plus augmenté de volume.

39. Ainsi, tandis que l'absorption d'eau est d'autant plus grande que l'acide est plus concentré, le pouvoir attractif vis-à-vis du *Phycomyces* atteint son maximum pour un certain degré moyen de dilution, qui répond environ à 50-60 °/₀ d'acide. Plus concentré ou plus étendu, l'acide a moins d'action. On peut même dire que l'acide pur exerce au début une attraction à peine sensible, qui devient de plus en plus marquée à mesure qu'il se dilue par l'eau absorbée. Nous avons signalé quelque chose d'analogue pour le sulfate de cuivre anhydre (**33**) et la potasse (**35**).

Pour expliquer cette sorte d'anomalie, je ne vois guère à invoquer, dans le cas de l'acide sulfurique, que l'échauffement considérable résultant des premières hydratations. Cet échauffement agit-il comme tel sur le thermotropisme négatif des filaments, ou d'une manière indirecte sur leur hydrotropisme en modifiant la tension maximum de la vapeur d'eau? Ou bien les deux effets interviennent-ils à la fois? Je ne puis me prononcer, n'ayant pas dirigé mes recherches sur ce point spécial.

40. Il n'est pas inutile de se faire une idée approximative de la quantité d'eau absorbée par l'acide sulfurique dans les conditions de nos expériences. Un de nos godets renfermant $3^{gr}1$ de notre acide sulfurique aux $^2/_3$ et placé dans l'armoire à côté d'une culture a gagné, en un jour et trois quarts, $0^{gr}375$, et en quatre jours, $0^{gr}90$; soit environ $0^{gr}22$ ou 7 °/₀ par jour.

g) SUBSTANCES MINÉRALES DIVERSES.

41. Les expériences que je réunis sous cette rubrique n'ont point trouvé place dans les paragraphes précédents. Tout en n'ayant qu'une valeur secondaire pour la question qui nous occupe, elles offrent quelque intérêt à l'un ou l'autre titre.

C'est au moyen d'une plaque de plâtre humide qu'Elfving a démontré d'abord l'hydrotropisme négatif des filaments de *Phycomyces*[1] : ils s'en écartent et se tiennent à une distance de quelques millimètres de sa surface, comme le montre notre figure 19, planche V. Mais le plâtre est un corps éminemment poreux et hygroscopique : à l'état sec, il doit donc, d'après nos idées, attirer le *Phycomyces*. Et c'est ce qu'il fait très nettement. Nous nous sommes servis du même parallélipipède de plâtre qui est photographié (fig. 19). L'attraction a été seulement un peu moins forte que pour les vases de pile mentionnés ci-dessus (**28**).

42. Nous avons obtenu aussi une attraction assez manifeste vers une plaque de *marbre*, dont une face était polie et l'autre rugueuse. Il n'y a pas eu de différence marquée dans l'action des deux faces.

Une grande lame de *mica*, bien séchée au préalable, a attiré assez fortement.

43. Un fragment d'oxyde de cuivre (obtenu en précipitant par la potasse une solution bouillante de sulfate de cuivre, portant de nouveau à l'ébullition, filtrant, lavant et calcinant) a été fixé au-dessus d'une culture par du fil de cuivre. On sait que l'oxyde de cuivre est un peu hygroscopique[2]. L'attraction a été modérée, mais bien nette.

44. Contrairement à mon attente, un tesson d'*argile* (fragment d'un pot à fleurs n'ayant jamais servi) n'a exercé aucune attraction. Je ne me l'explique guère ; mais en présence des résultats si concluants présentés par le kaolin, je ne pense pas qu'il y ait lieu d'y attacher une très grande importance. Il ne faut pas oublier que cette argile de potiers est très impure, de sorte qu'une foule de facteurs accessoires peuvent intervenir, et si je mentionne le fait, c'est uniquement pour ne pas taire un insuccès.

---

[1] BOT. NOTISER, 16 septembre 1881.

[2] WÜRTZ, *Dictionnaire de chimie*, t. II, p. 1014. — LEHMANN, *Molekularphysik*, t. II, p. 184.

45. Des morceaux de *pierre ponce* de diverses provenances, mis en expérience, n'ont produit aucune action sur le *Phycomyces*. Un fragment ayant servi depuis longtemps et qui devait contenir dans ses pores des impuretés et des restes de savon, a cependant exercé à plusieurs reprises une attraction très énergique (fig. 14). Il était fort dense et de texture très fine. Chez un autre morceau, utilisé précédemment, on remarquait une très faible répulsion.

46. Une expérience faite avec un gros cristal d'iode embroché sur un petit tube capillaire en verre n'a donné aucun résultat. Les vapeurs dégagées par l'iode sont trop nuisibles au Champignon et en arrêtent complètement la croissance.

h) SUBSTANCES ORGANIQUES.

47. Une feuille de *gélatine*, pesant $1^{gr}917$, est suspendue dans une des armoires où se font les expériences, près d'une surface qui évapore de l'eau. Pesée de nouveau après vingt-trois heures, le poids de la feuille est de $2^{gr}017$; il y a donc une augmentation de $0^{gr}1$. Laissée un quart d'heure sur la table, la feuille ne pèse plus que $1^{gr}984$, de sorte qu'elle a déjà reperdu un tiers de l'eau absorbée. Cette même feuille de gélatine suspendue au-dessus d'une culture de *Phycomyces* attire faiblement, mais nettement, les filaments fructifères.

De même, la *colle forte* exerce une attraction très faible mais certaine sur *Phycomyces*.

48. Les filaments d'une culture de *Phycomyces* exposée à l'action d'un morceau de *colophane* convergent au-dessus de celui-ci. Ils ne restent cependant pas infléchis : leurs extrémités se relèvent géotropiquement.

La *gomme laque* n'a aucune influence attractive.

49. Un rouleau de *papier à filtrer* sec, placé au-dessus d'une culture de *Phycomyces,* produit une très faible attraction des filaments. Un rouleau du même papier, mouillé, repousse au contraire nettement. Chez le *liège*, on constate une attraction manifeste.

50. Le *charbon de bois* de sapin exerce une attraction nette ; un morceau du même *bois*, non carbonisé, attire également, mais un peu moins, les filaments.

51. Il y a des corps qui absorbent l'eau à l'état liquide (pluie, rosée) mais qui sont incapables de condenser de la vapeur d'eau, par exemple le tissu de *Bulgaria inquinans*. Aussi un fragment de ce Champignon n'a-t-il rien produit sur les filaments de *Phycomyces.*

Une petite *éponge*, neuve, bien sèche, a attiré très nettement.

52. Le *savon* peut absorber ou dégager de la vapeur d'eau suivant le degré d'humidité de l'air environnant.

Aussi peut-on constater une attraction dans le premier cas, une répulsion dans le second (pl. IV, fig. 15 et 16).

53. De la *glycérine* dans un petit godet suspendu au-dessus d'une culture de *Phycomyces* n'a produit qu'une attraction extrêmement faible, même douteuse.

54. L'*essence de girofle* n'attire pas.

55. La *naphtaline* et le *chorure de naphtylamine* n'ont pas donné de résultats nets.

i) CAMPHRE ET THYMÓL.

56. Les résultats des expériences faites avec le *camphre* et le *thymol* fournissent un appui sérieux à la théorie hydrotropique. A l'époque où ce travail a été fait, rien n'était encore connu au sujet d'une hygroscopicité chez ces deux corps.

Or le camphre attire les filaments de *Phycomyces* de la façon la plus nette; le thymol, au contraire, n'exerce pas la moindre attraction. Les résultats obtenus par Clautriau font comprendre cette différence (voir annexe I).

La figure 17 (pl. V) représente une culture qui a été exposée pendant vingt-deux heures à l'action d'un morceau de camphre; en évitant le contact de tout métal, on l'avait extrait d'un gros bloc. Les filaments convergent de toutes parts vers le camphre; ceux d'au-dessus restent infléchis vers lui malgré le géotropisme. En même temps tous les filaments situés non loin du camphre subissent dans leur croissance un retard qui va en diminuant depuis les plus voisins du camphre jusqu'aux plus éloignés. On pourrait supposer que les courbures étaient dues à un ralentissement unilatéral de la croissance, mais les expériences faites avec le thymol viennent contredire cette hypothèse : une culture de *Phycomyces* exposée à l'action d'un fragment de thymol nous montre le même arrêt manifeste de croissance des filaments dans le voisinage du thymol; ils cessent de s'allonger mais mûrissent néanmoins leurs sporanges, tout comme pour le camphre; toutefois, on ne constate aucune courbure.

j) RACINES VIVANTES.

57. Des expériences ont été faites avec des plantules de *Zea Mays*, de *Pisum* et de *Vicia*, et avec des racines aériennes de *Laelia anceps* et de *Monstera deliciosa*. Les cultures étaient placées sous cloche pour empêcher le desséchement des racines.

Les jeunes racines de *Maïs*, de *Pisum* et de *Vicia* exercent une attraction modérée, mais nette, sur les filaments de *Phycomyces*. La graine attachée à la plantule les attire aussi très fort; la plumule, au contraire, n'a pas d'influence attractive.

On constate une attirance incontestable par les racines aériennes des Orchidacées (*Laelia*); la région du voile semble seule exercer cette action. Les racines aériennes des Aracées (*Monstera*), qui ont une couche superficielle formée d'un périderme, ne manifestent pas la moindre attraction.

k) DIFFÉRENCES PSYCHROMÉTRIQUES.

58. On peut réaliser des différences psychrométriques non seulement par l'emploi de substances hygroscopiques, mais encore par plusieurs autres moyens, notamment en opérant la condensation sur des *parois froides* et par le passage d'un courant d'air saturé de vapeur d'eau.

59. Une culture de *Phycomyces* a été placée sous une cloche dont la surface extérieure était partiellement couverte d'une bande de papier à filtrer mouillé. Cette bande formait une *paroi froide localisée* à cause de l'évaporation de l'eau. Après un jour, ce côté de la cloche avait seul condensé de l'humidité et était couvert intérieurement de buée. Les filaments s'étaient courbés manifestement vers ce point.

60. Une autre culture a été placée dans une caisse dont les quatre parois verticales en verre étaient fixées dans un fond en plâtre. Cette caisse était fermée par une plaque de verre et le tout mis sous une cloche qui posait dans une assiette pleine d'eau (pl. V, fig. 20).

Après un jour, les surfaces internes de la cloche et de la caisse en verre et plâtre étaient couvertes de gouttelettes d'eau. Il y a donc eu distillation du pain et de la culture vers les parois du parallélipipède. Ces gouttes ne venaient pas simplement de l'eau qui était dans l'assiette, car il n'y avait pas de dépôt sur la face extérieure de ces mêmes parois. Il faut donc bien admettre que le développement du *Phycomyces* et les autres phénomènes chimiques qui siègent *dans et sur le pain* sont une cause d'échauffement [1] et, par conséquent, de distillation de l'eau de la culture vers les parois plus froides.

Les filaments divergent très fortement de la région centrale du pain vers la périphérie et vers les lames de verre. Ceux des faces latérales du pain s'infléchissent horizontalement malgré le géotropisme, se dirigeant tout droit vers la paroi de verre sur laquelle l'eau se dépose.

---

[1] Voir annexe II.

Ces courbures peuvent être dues au thermotropisme négatif ou à l'hydrotropisme négatif.

l) SUBSTRAT.

61. Les substrats humides qui servent aux cultures de *Phycomyces* repoussent nettement les filaments fructifères.

Une culture sur *pain* a été piquée, la tête en bas, au plafond de l'armoire. Les filaments déjà produits se sont recourbés géotropiquement, de façon à se relever sans toucher le pain.

Une quantité de filaments nouveaux ont apparu sur la surface primitivement inférieure du pain, qui est maintenant supérieure. Cette expérience démontre que, chez le *Phycomyces*, tout comme chez une plante supérieure, le géotropisme et les autres tropismes agissent à la fois sur la direction des organes déjà formés et sur le lieu d'apparition des organes nouveaux. Le pain représente en quelque sorte le corps de l'organisme et les filaments de *Phycomyces* en simulent les organes. Il est aussi à remarquer que les filaments nouveaux de la face primitivement inférieure sont très vigoureux, tandis que les anciens, qui se sont courbés, sont maigres et comme appauvris.

62. Une autre observation de répulsion des filaments par le pain mérite d'être mentionnée. En coupant un pain qui portait une jeune culture, on a trouvé les cavités internes remplies de petits filaments fructifères, poussant de toutes parts vers le milieu de ces cavités. Les filaments, sans être absolument réguliers, se dirigeaient, en somme, tous assez perpendiculairement à la paroi des cavités. Ils restaient très courts. Étant adultes, ils n'avaient souvent qu'une longueur de moins de 1 millimètre. Comme il se produit une évaporation à la surface du pain, cette direction des filaments semble conciliable avec l'hydrotropisme négatif. Celui-ci est déterminé par les courants de vapeur d'eau qui, partant du pain, se dirigent vers les différentes cavités et de là de proche en proche jusqu'à l'air.

63. La *gélatine* aussi, employée comme substrat de culture, exerce une répulsion nette sur le *Phycomyces*. Les filaments du milieu d'une culture sur de la gélatine, acidulée d'acide citrique, se dressent tout droits; ceux du bord de la culture sont d'abord déviés vers l'extérieur, pour se redresser ensuite.

Les filaments divergent moins que sur le pain, ce qui signifie, puisqu'il existe une divergence initiale, que l'action de la gélatine se manifeste moins loin que celle du pain et que le géotropisme a plus vite le dessus.

64. Une autre culture a été faite sur un cône de gélatine à 10 % mis par son sommet dans un verre également conique et renfermant de l'eau. Après deux jours, les filaments sont clairement repoussés par la surface de la gélatine et par celle du papier à filtrer humide qui l'enveloppe.

A un endroit où l'on a enlevé le papier à filtrer et où la gélatine est à nu latéralement, quelques filaments qui sortent de côté se dirigent d'abord perpendiculairement à la gélatine sur un parcours d'environ $^1/_2$ centimètre, puis, à cette distance, ils se relèvent géotropiquement. Là où le papier à filtrer dépasse un peu la gélatine, on voit leur action combinée imprimer une courbure aux filaments comme dans l'expérience du plâtre humide.

Après quatre jours, la gélatine et le papier à filtrer se sont très sensiblement desséchés. Ils dégagent moins d'humidité qu'au commencement et leur répulsion sur le *Phycomyces* est bien moins forte. Les nouveaux filaments qui partent de la gélatine montent tout droit; ceux qui partent du papier à filtrer sont encore repoussés, mais légèrement. La chose est très nette et montre clairement la diminution de l'action répulsive avec la dessiccation progressive.

On voit un grand nombre de filaments qui, après s'être écartés du papier à filtrer (hydrotropisme négatif) et s'être relevés (géotropisme négatif), reviennent ainsi au contact du papier à filtrer. Cela indique donc qu'avec l'âge du filament l'action de l'hydrotropisme s'affaiblit et que celle du géotropisme s'exalte.

On ne peut expliquer le fait en disant que le cône de gélatine trempe dans l'eau par son sommet et que, par conséquent, en grandissant, les filaments s'approchent des régions plus sèches, car on observe ces contacts dans des régions où d'autres filaments sont encore nettement repoussés par la gélatine.

m) SELS EFFLORESCENTS.

65. Beaucoup de sels, exposés à l'air, perdent en partie l'eau de cristallisation qu'ils renferment et, de transparents, deviennent opaques. On peut se demander si de tels sels n'exercent pas une action répulsive sur le *Phycomyces*. Les expériences faites à cet effet ont donné des résultats négatifs. Les filaments d'une culture exposée pendant plusieurs jours à l'action d'un petit godet en porcelaine, rempli de *carbonate de sodium* cristallisé, n'ont pas subi la moindre répulsion. De même pour le *sulfate de sodium* et d'autres sels efflorescents.

Le pain et le *Phycomyces* sont plus chauds que le milieu environnant[1]. En vertu de cet excès de température, un corps étranger quelconque doit agir comme paroi froide et exercer une très légère attraction; tandis qu'au contraire, les *Phycomyces* eux-mêmes et le pain sont une source notable d'émission d'humidité.

Voilà pourquoi, sans doute, les sels efflorescents ne repoussent pas le *Phycomyces*, leur émission d'humidité étant moindre que celle du Champignon et du pain eux-mêmes.

---

[1] Voir annexe II.

Expériences sur l'hydrotropisme des racines.

66. Il était intéressant d'examiner la conduite des racines, dont l'hydrotropisme positif est connu, vis-à-vis des métaux. A cet effet, des expériences ont été faites de la manière suivante :

De jeunes racines de Maïs, de Pois et de Fève ont été mises dans le voisinage des lames de métal qui ont servi aux expériences décrites dans le chapitre *a*. On a mesuré les distances qui séparaient la pointe de la racine de la surface de la lame et d'un des bords (supérieur ou inférieur) de celle-ci. La première distance, qui ne dépassait jamais quelques millimètres, était parfois nulle, c'est-à-dire que la pointe de la racine touchait la plaque métallique.

67. Voici, à titre d'exemples, quelques expériences.

Une racine de Pois est placée verticalement devant la lame d'acier rugueux. La pointe de la racine est à moins de $^1/_3$ de millimètre de la surface de la lame et à 27 millimètres du bord supérieur. Après vingt-quatre heures, la pointe est à plus de 4 millimètres du fer et à 40 millimètres du bord supérieur. Il y a donc certainement eu croissance et écartement.

68. Une jeune racine de Maïs est déposée devant la lame d'acier rugueux. La pointe touche la lame et est à $12^{mm}5$ du bord inférieur. Après vingt-quatre heures, la pointe de la racine s'est écartée nettement du métal; elle en est séparée de plus de 4 millimètres. La croissance a été considérable : la pointe n'est plus qu'à $^1/_2$ millimètre du bord inférieur de la lame. Il y a donc eu 12 millimètres de croissance. La racine semble saine et vigoureuse.

69. On met une jeune racine de Pois devant la lame de laiton poli. La pointe touche la lame et est à $23^{mm}2$ du bord inférieur du métal. Après vingt-quatre heures, la pointe, nettement courbée vers la surface, s'y appuie avec force, écartant ainsi les parties plus âgées de la racine. Elle est à 17^{mm}5 du bord inférieur. Donc, croissance incontestable et vers la surface métallique.

70. Il résulte de l'ensemble de nos expériences que l'acier rugueux exerce une répulsion nette sur les racines; l'acier poli manifeste une influence répulsive excessivement faible, même douteuse; l'acier nickelé n'a pas la moindre action; le laiton poli, au contraire, attire manifestement les racines. Celles-ci se conduisent donc à l'inverse du *Phycomyces*, tout au moins en ce qui concerne l'acier.

Dans sa note « En obeaktad känslighet hos *Phycomyces*[1] », Elfving remarque que l'hydrotropisme négatif de *Phycomyces* se manifeste même dans une atmosphère saturée, tandis que l'hydrotropisme positif des racines n'a pas lieu dans ces conditions[2]. Cela est inexplicable d'après la théorie ordinaire, mais assez facile à comprendre d'après la mienne. En effet, la culture de *Phycomyces*, source de chaleur[3] et source d'évaporation, dégage de la vapeur d'eau qui diverge de toutes parts pour aller vers la paroi plus froide du récipient.

Dans le cas des racines, la surface d'évaporation n'est pas vivante et ne dégage pas sensiblement de vapeur d'eau dans une atmosphère saturée. Quant aux racines mêmes, loin de dégager de la vapeur d'eau, elles en absorbent, de sorte qu'elles sont le centre de courants de vapeur d'eau convergeant vers elles. L'atmosphère est constamment saturée. Aussi ne savent-elles de quel côté se courber — comme sur le clinostat — et la courbure n'a pas lieu.

---

[1] Botaniska Notiser, 16 septembre 1881.

[2] J. Sachs, *Ablenkung der Wurzel von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch feuchte Körper.* (Arb. bot. Inst. Würzburg, t. I, p. 209; t. II, p. 220.) — Idem, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie,* t. II, p. 759.

[3] Voir annexe II.

CONCLUSIONS.

71. Le *Phycomyces* se courbe vers les corps qui attirent l'humidité et s'écarte de ceux qui en dégagent. Les corps qui agissent le plus fortement : fer rugueux, kaolin, acide sulfurique dilué, camphre, parois froides, sont caractérisés par un pouvoir hygroscopique, modérément grand, mais persistant. Chez le fer, la rouille se propage peu à peu, de nouvelles particules de fer entrent sans cesse en jeu et la réaction est assez peu énergique pour ne pas produire d'échauffement sensible. Des remarques analogues s'appliqueraient aux autres corps fortement attirants.

Dans les phénomènes intéressants découverts par Elfving, l'agent inconnu qui attire ou repousse est tout simplement la vapeur d'eau.

Il faut, je pense, tenir compte de trois facteurs : l'énergie avec laquelle la substance absorbe la vapeur d'eau, la durée et la vitesse de l'absorption. Si la vitesse est trop grande, le phénomène pourrait être achevé avant que le *Phycomyces* ait eu le temps de se courber. Si elle absorbe trop lentement, l'excitation pourrait être trop faible pour produire un effet sur le *Phycomyces*. Et comme la vitesse de croissance et, par conséquent, de réaction du *Phycomyces* varie avec la température, le phénomène d'Elfving se produirait inégalement à différentes températures. Telle substance qui absorbe vite pourra attirer fortement vers la température optimale de croissance; telle autre, qui absorbe lentement, agira mieux aux basses températures.

L'échelle d'activité des substances pour le phénomène d'Elfving varie donc avec la température.

Ces phénomènes ont lieu même dans une atmosphère parfaitement saturée, ce qui s'explique par la répulsion que les filaments exercent les uns sur les autres : en effet, la culture est une source de chaleur [1], et, de plus, une surface convexe évapore même dans une atmosphère saturée.

Il résulte de mes expériences que le *Phycomyces* ne recherche pas positivement le *sec* et ne fuit pas l'*humidité.* Car il va vers les corps hygroscopiques, où convergent de toutes parts les molécules de vapeur d'eau.

En se fondant sur la divergence naturelle des cultures, c'est-à-dire sur la répulsion que les filaments exercent l'un sur l'autre, on pourrait être tenté d'attribuer à une telle cause la courbure vers un pot de sulfate de cuivre, etc.

Je n'entends point nier que ce phénomène ne puisse y entrer pour quelque chose, mais mes expériences avec un pot vide et un pot rempli d'eau prouvent que cette divergence naturelle ne suffit nullement à expliquer ce que l'on observe; il faut y ajouter une attraction véritable, due à ce que le sulfate de cuivre et d'autres corps hygroscopiques dessèchent l'air et produisent ainsi une zone de tension hygrométrique minimum vers laquelle, comme toujours, les filaments de *Phycomyces* se courbent.

On peut donc formuler les conclusions de la façon suivante :

1° Les corps qui attirent le *Phycomyces* sont ceux qui produisent dans leur voisinage un abaissement modéré, mais persistant, de la tension de la vapeur d'eau. Ils amènent ainsi une soustraction modérée et persistante de vapeur d'eau sur l'une des faces du filament de *Phycomyces;*

2° En général, l'hydrotropisme est la tendance de l'organe végétal à se courber vers un endroit où il trouvera un certain optimum déterminé de transpiration.

Sur la nature des tropismes.

Les tropismes sont-ils toujours dus à des *différences dans l'intensité* de deux excitations reçues en deux points distincts de l'organisme, comme De Candolle le voulait pour l'héliotropisme, et comme Mendelssohn [1] l'admet encore d'une façon générale?

---

[1] Voir annexe II.

Dans le cas du géotropisme, cela est inadmissible : la valeur de g est la même aux deux bouts d'un organisme. La théorie n'est pas applicable non plus dans les cas où l'excitation n'est perçue qu'en un point déterminé du corps (œil, tache oculaire, pointe de la racine).

Sont-ils, au contraire, comme le veut Sachs, dus à la *direction* dans laquelle l'excitant agit sur l'organisme? Loeb semble accepter cette théorie d'une façon absolue, et il admet que l'organisme positivement héliotropique va vers le rayon lumineux, même s'il doit quitter pour cela des endroits plus fortement éclairés. Sachs lui-même, cependant, n'est pas tout à fait conséquent avec son idée, car il considère l'hydrotropisme comme causé par la répartition inégale de l'humidité et non par la direction du flux de vapeur d'eau.

Faut-il en conclure que dans certains cas — géotropisme notamment — la direction de la force intervient seule et que, dans d'autres, c'est l'intensité qui est décisive? Cela n'est pas impossible, car nous savons que les différents tropismes, malgré la similitude de leurs manifestations, sont des phénomènes physiologiques absolument distincts et irréductibles. (Expériences de Correns [2] sur la tension d'oxygène nécessaire pour le géotropisme et pour l'héliotropisme; expériences de Czapek [3] sur les conflits du géotropisme et de l'héliotropisme, etc.)

Pour ma part, je crois que le problème doit être envisagé à un point de vue un peu différent. Il faut, à mon avis, considérer, plus qu'on ne le fait d'habitude, les changements que l'excitant extérieur amène dans les fonctions de l'organisme, plutôt que les modifications de l'excitant extérieur lui-même.

---

[1] PFLÜGER'S ARCHIV, 1895.

[2] C. CORRENS, *Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes.* (FLORA, 1892, p. 87.)

[3] FR. CZAPEK, *Ueber Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus.* (SITZUNGSBER. AKAD. D. WISSENSCH. IN WIEN, MATHEM.-NATURW. CLASSE, 14 mars 1895, Bd 104.)

La physiologie de l'irritabilité est essentiellement subjective, et c'est au point de vue subjectif qu'il faut comparer entre eux les états des diverses parties du corps. Ainsi, pour l'hydrotropisme, on doit moins s'occuper de la quantité de vapeur d'eau en présence, ou de sa répartition, ou de sa tension, ou du « gradient hygrométrique », que de la façon dont l'organisme transpire. Suivant les cas, il se courbe du côté où il transpire le moins, ou du côté où il transpire le plus.

L'héliotropisme de l'*Euglena* nous fournit un cas très favorable à cette manière de voir. A l'obscurité, il se dirige vers l'oxygène, à la lumière pas [1]. C'est que, à la lumière, il n'a pas besoin de rechercher l'oxygène, puisqu'il en fabrique.

D'après les théories qui envisagent, en première ligne, l'excitant extérieur, on pourrait s'attendre à voir disparaître le géotropisme, quand on plonge l'organisme dans un milieu aussi dense ou plus dense que lui. Or, dans ces conditions, les courbures géotropiques se font néanmoins (expériences faites par Massart). C'est que, malgré toutes les poussées externes (principe d'Archimède) chaque protoplaste, envisagé en lui-même, a toujours un côté inférieur sur lequel pressent ses organes et sa substance même. Absolument comme l'homme placé sur un bateau ou emporté par un ballon sent fort bien où est le haut et où est le bas, et peut monter ou descendre un escalier, malgré la poussée d'Archimède. Le protoplaste d'une cellule végétale plongée dans un milieu plus dense qu'elle-même est tout à fait comparable au marin ou à l'aéronaute.

---

[1] R. Aderhald, *Beitrag zur Kenntniss richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen.* (Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 1888, t. XXII.)

ANNEXE I.

Hygroscopicité du camphre.

On ne trouve pas dans les traités de chimie de renseignements sur l'hygroscopicité du camphre. J'avais prié un de mes anciens élèves, M. Clautriau, docteur en sciences, de s'assurer expérimentalement de cette propriété. Ses observations ont été publiées en une courte note dans les *Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft* de 1891. Voici cette note :

« G. Clautriau. — **Ueber das hygroskopische Verhalten von Campher und Thymol.**

(Eingegangen am 21. Juni.)

» Physiologische Untersuchungen über die Reizbarkeit eines Pilzes, welche an anderer Stelle veröffentlicht werden sollen, haben Hrn. Prof. L. Errera zu dem Schlusse geführt, dass gewöhnlicher Campher eine bedeutende, Thymol dagegen eine kaum merkliche Hygroskopicität besitze. Da sich aber in der Literatur keine Angaben über diesen Punkt finden liessen, veranlasste mich Prof. Errera, die Frage experimentell zu prüfen; die ausgeführten Wägungen bestätigten denn auch den physiologischen Schluss.

» Zu den Versuchen benutzte ich gewöhnlichen Campher (Japancampher) und Thymol (Thymiancampher); letzteres befreite ich von Spuren fremder flüchtiger Stoffe, indem ich es, einige Tage lang, pulverisirt in einem trockenen Raume liegen liess.

» Zehn Gramm pulverisirten Camphers wurden in einem kleinen tarirten Glasrecipienten (von 75 ccm) gewogen, der, um jeden Verlust zu vermeiden, mit eingeschliffenem Deckel versehen war. Der Recipient stand auf einem kleinen Gestell mitten in einem

3 Liter fassenden Glasbehälter, dessen Deckel mit Schweinefett beschmiert war, welches zuvor mit Campher gesättigt wurde. Um ferner jeden Substanzverlust durch Sublimation auszuschliessen, war die Innenfläche des Behälters vollkommen mit einer Campherschicht bedeckt; auch das Wasser, das die Luft im Gefäss feucht halten sollte, hatte ich zuvor sorgfältig mit Campher gesättigt.

» Für Thymol wurden dieselben Vorsichtsmaassregeln angewandt.

» Die zehn Gramm Campher resp. Thymol, in Pulverform, wurden zuerst über concentrirter Schwefelsäure in den mit Campher- resp. Thymoldampf gesättigten Glasbehältern getrocknet. Es wogen alsdann :

Recipient mit Campher.	40.520 Gramm
» Thymol	44.162 »

» Jetzt wurde die Schwefelsäure in beiden Gefässen durch das campher- resp. thymolhaltige Wasser ersetzt. Die Wägungen ergaben :

Tabelle I (mit Wasserdampf gesättigte Luft).

Zahl der Tage seit Anfang des Versuchs.	Temperatur.	Campher.	Thymol.
	Grad.	Gramm.	Gramm.
0	10.5	40.520	44.162
1	10.5	40.553	44.170
4	11.0	40.562	44.184
5	13.0	40.561	44.180
6	13.0	40.562	44.182
7	13.5	40.560	44.181

» Es hat also im Ganzen der

Recipient mit Campher.	0.040 Gramm
» Thymol	0.019 »

Feuchtigkeit absorbirt.

» Zur Controlle wurden die beiden Recipienten wiederum in den trockenen Raum gestellt :

Tabelle II (trockene Luft).

Zahl der Tage seit Anfang des Versuchs.	Temperatur.	Campher.	Thymol.
	Grad.	Gramm.	Gramm.
0	13.5	40.560	44.181
2	15.0	40.490	44.161
3	15.5	40.485	44.160
5	15.0	40.475	44.160

» Woraus sich durch Trocknen ein Verlust von :

0.085 Gramm für den Recipienten mit Campher,
0.021 » » » Thymol

ergiebt.

» Endlich wurde die Luft in den Gefässen nochmals mit Wasserdampf gesättigt :

Tabelle III (mit Wasserdampf gesättigte Luft).

Zahl der Tage seit Anfang des Versuchs.	Temperatur.	Campher.	Thymol.
	Grad.	Gramm.	Gramm.
0	15.0	40.475	44.160
1	16.5	40.507	44.167
2	17.0	40.516	44.173
3	17.0	40.521	44.177
4	16.5	40.524	44.182
5	17.0	40.521	44.180
8	16.0	40.529	44.182

» Zunahme beim

Recipienten mit Campher	0.054 Gramm.
» »	0.022 »

» Ein Parallelversuch mit einem leeren Recipienten zeigte jedoch, dass davon 0.018 g bis 0.022 g der Absorption von Wasserdampf durch die Innenfläche des Glases zuzuschreiben ist. Thymol allein zieht also nur ganz unbedeutende Feuchtigkeitsmengen an und kann nicht als hygroskopisch gelten. Campher dagegen hat nach Tab. I 0.022 g, nach Tab. III 0.032 g Wasserdampf absorbirt, wodurch die Anfangs erwähnte Vermuthung erwiesen ist.

» Beim Campher muss die Wasserdampfabsorption einfach physikalischer Natur sein, da er die condensirte Feuchtigkeit leicht wieder abgiebt, sogar schon unter dem Einfluss einer gewissen Menge weniger wasserreichen Camphers.

» Zum Schlusse will ich noch bemerken, dass man bei der Hygroskopicität Grösse und Intensität der Wirkung wohl unterscheiden sollte. Trockener Campher z. B. condensirt im Ganzen keine sehr grosse Menge Wasser, er thut es aber mit einer solchen Kraft, dass er noch in einem Raume, der nur wenig Feuchtigkeit enthält, an Gewicht zunimmt. »

ANNEXE II.

Les résultats de diverses expériences ont conduit à supposer qu'un pain qui sert de substrat à une culture vivante de *Phycomyces* a une température plus élevée que l'air environnant. Les observations faites pour vérifier cette supposition, l'ont pleinement confirmée.

On s'est servi pour ces expériences de deux thermomètres *A* et *B*, très concordants, divisés en dixièmes de degré.

En voici les résultats :

a) Comparaison des températures d'un pain portant une culture vivante et de l'air environnant.

Le 17 mars 1891, ces deux thermomètres placés à l'air, côte à côte, marquent :

A 18°30 *B* 18°32

A 6 h. 30 m., *A* est piqué dans une culture vigoureuse.

Le 18 mars, les thermomètres marquent :

A 15°6 *B* 15°0

Le 19 mars, ils indiquent :

$10^{h}30$	*A* 15°5	*B* moins de 14°5
11 00	15 5	» 14 7
12 30	15 7	» 15 0
3 30	16 1	» 15 1
6 30	15 8	» 14 8
7 45	15 9	» 14 7

La température de la culture est donc de 1 degré environ au-dessus de celle de l'air environnant.

b) Comparaison des températures de deux pains, tous deux portant une culture de *Phycomyces*.

Une des deux cultures a été tuée à l'étuve et s'est refroidie. Le thermomètre *A* est placé dans la culture morte, *B* dans la culture vivante. La culture morte se trouve le plus près du feu à gaz et est la moins humide ; elle n'évapore donc pas plus que l'autre. Toutes les causes possibles d'inégalité mèneraient ainsi à élever la température de la culture morte.

Les thermomètres marquent, le 25 mars 1891 :

2^{h}30	*A*	16°72	*B*	17°95

On change de place les pains, mais non les thermomètres.

Les températures sont :

2^{h}42	*B*	17°97	*A*	16°88
3 12		17 96		17 42

On enlève maintenant les pains, et les thermomètres marquent :

3^{h}20	*B*	18°71	*A*	18°69

La culture vivante est donc plus chaude que la morte, par suite de la respiration de la première, mais toutes deux sont plus froides que l'air environnant, sans doute par suite de l'évaporation.

c) Les deux thermomètres se trouvent côte à côte sur la table. Ils marquent (le 21 mai 1891) :

2^{h}15	*A*	23°40	*B*	23°53
4 15		23 50		23 62
5 30		23 12		23 25

On pique le thermomètre *A* dans une culture vivante. Le thermomètre *B* est laissé libre dans l'air, à côté de la culture.

Les températures observées sont :

5^{h}45	*A*	21° 25	*B*	21° 55
5 55		20 58		20 72
6 00		20 20		20 68
6 20		19 40		20 40
6 30		19 00		19 62

La culture avec le thermomètre *A* est mise à la place du thermomètre *B*, et celui-ci prend la place de la culture ; on observe :

6^{h}40	*A*	18°60	*B*	19°45

Le lendemain (22 mai 1891) :

9^{h}15	*A*	15°75	*B*	16°95

On met maintenant le tout sous une cloche. On lit :

9^{h}50	*A*	17° 88	*B*	19° 10
10 20		19 70		20 05
10 35		20 17		20 41

On place une assiette pleine d'eau sous la cloche, on humecte la cloche et on transporte le tout dans une autre partie de la chambre. Les thermomètres indiquent :

11^{h}10	*A*	19° 86	*B*	18° 62
12 30		19 80		18 80

L'expérience reste intacte jusqu'au lendemain matin (23 mai 1891). On lit alors :

9^{h}30	*A*	20°22	*B*	19°33

La cloche est maintenant enlevée et l'expérience est laissée de nouveau à l'air libre du laboratoire :

Les thermomètres indiquent :

$12^{h}30$ . . . . *A* 18°53 *B* 21°38

Il résulte de ces expériences que, d'une façon générale, le *Phycomyces* élève la température du pain sur lequel il vit. Mais dans une atmosphère non saturée de vapeur d'eau, le refroidissement causé par l'évaporation abaisse la température de la culture, souvent jusqu'au-dessous de la température environnante. L'échauffement respiratoire, dans ce cas-là, ne suffit pas à l'emporter sur le refroidissement par l'évaporation.

Des trois séries d'observations que je viens de relater, il n'y en a qu'une qui soit vraiment démonstrative : c'est celle qui porte sur la culture morte comparée à la culture vivante (série *b*). Dans les autres, les observations peuvent être viciées par l'évaporation et par les variations de température de l'air ambiant, variations qui se communiquent beaucoup plus vite au thermomètre laissé dans l'air qu'à celui qui est plongé dans le pain portant la culture.

PLANCHE I

Fig. 1. — **Acier rugueux**. — Culture de *Phycomyces*, exposée pendant vingt-deux heures et demie à l'action de la lame d'acier rugueux. Attraction nette. — 26 mai 1891.

Fig. 2. — **Acier poli**. — Culture, exposée pendant vingt-deux heures et demie à la lame d'acier poli. Pas d'attraction. — 26 mai 1891. (Cette culture était peu vigoureuse; c'est ce qui explique le petit nombre de filaments qu'elle a produits : il n'y faut point voir un effet retardeur du métal sur le développement du *Phycomyces*.)

Fig. 3. — **Acier nickelé**. — Culture exposée pendant dix-sept heures et demie à la lame d'acier nickelé, poli. Pas d'attraction. — 22 mai 1891.

Fig. 4. — **Laiton poli**. — Culture exposée pendant dix-sept heures et demie à la lame de laiton poli. Pas la moindre attraction. — 22 mai 1891.

PLANCHE I. — FIGURES 1 à 4.

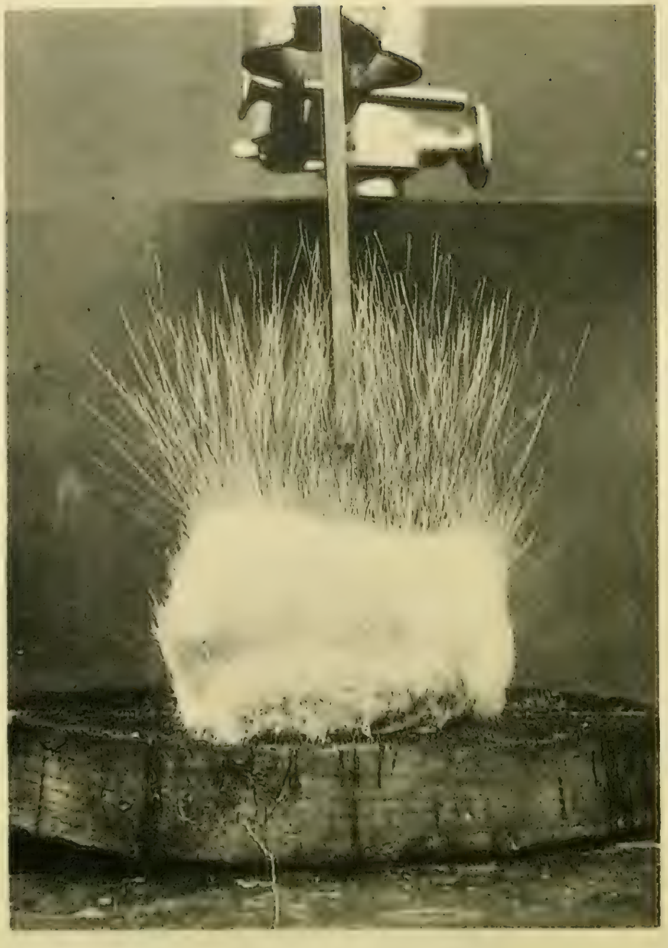


Fig. 1. — Acier rugueux.

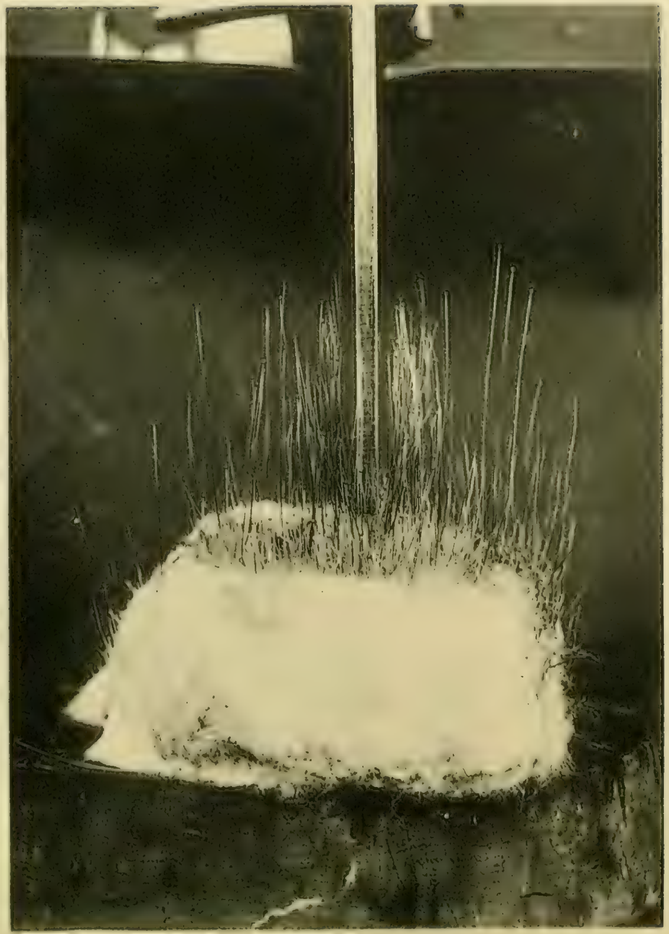


Fig. 2. — Acier poli.

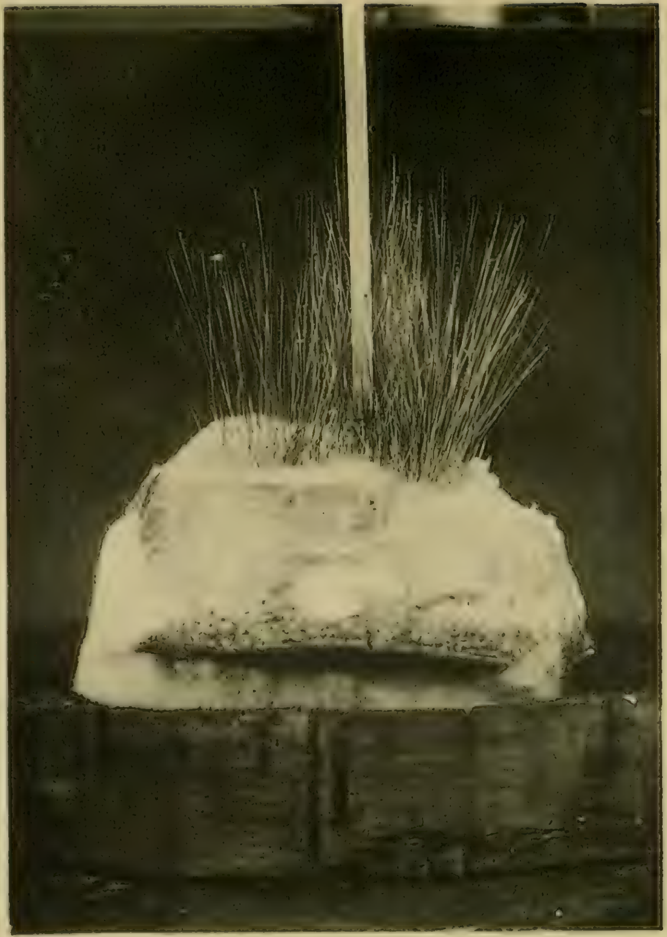


FIG. 3. — Acier nickelé.

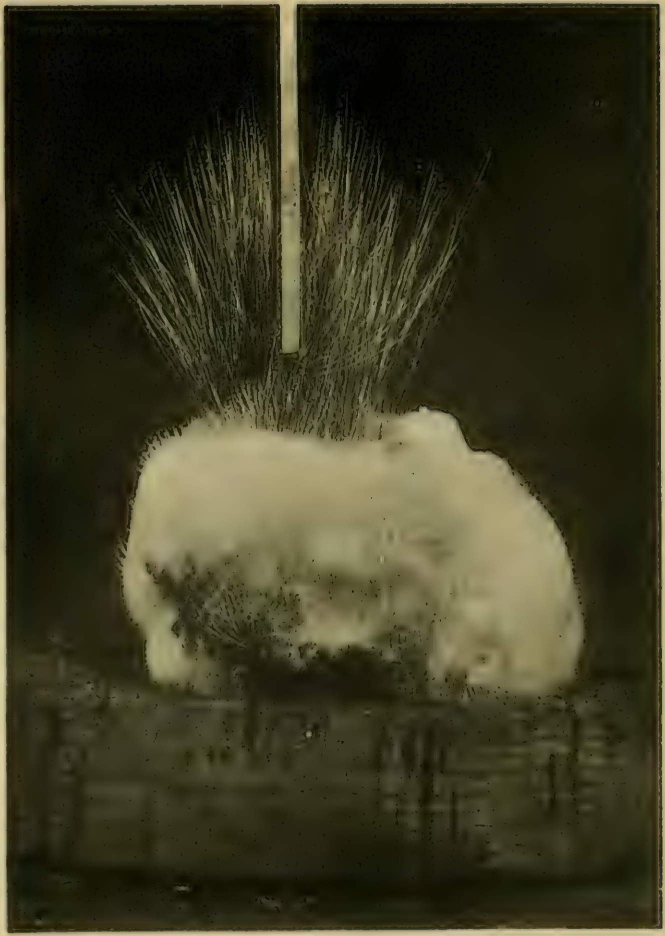


FIG. 4. — Laiton poli.

PLANCHE II

FIG. 5. — **Divergence.** — Culture mise sous une cloche de verre pendant près de deux jours. L'atmosphère était saturée, la cloche couverte de buée sur toute sa face intérieure. La culture présente très nettement le phénomène de divergence des filaments, en forme de bouquet. — 16 mars 1891.

FIG. 6. — **Agate**. — Culture exposée pendant trois jours à l'action du pilon d'agate, sous une cloche de verre. L'atmosphère était tout le temps saturée de vapeur d'eau. On aperçoit très bien l'attraction : les filaments convergent vers l'agate, et ceux qui la dépassent s'infléchissent de toutes parts, horizontalement, au-dessus d'elle. Cette croissance horizontale est due évidemment à l'action combinée de l'agate et du géotropisme. L'un des filaments, bien visible, après avoir poussé quelque temps dans une direction à peu près horizontale, commence à se relever : c'est que, à mesure qu'il s'éloigne du milieu de la surface de l'agate, l'action de celle-ci diminue et le géotropisme reprend le dessus. — 21 mars 1891.

FIG. 7. — **Vase poreux**. — Culture exposée pendant deux jours à l'action du vase poreux. Attraction extrêmement énergique. — 11 mars 1891.

FIG. 8. — **Lame de kaolin**. — Culture exposée pendant deux jours à l'action de la lame de kaolin. Température : 15° environ. État hygrométrique : 89. Attraction extrêmement énergique. — 9 mars 1891.

PLANCHE II. — FIGURES 5 à 8.

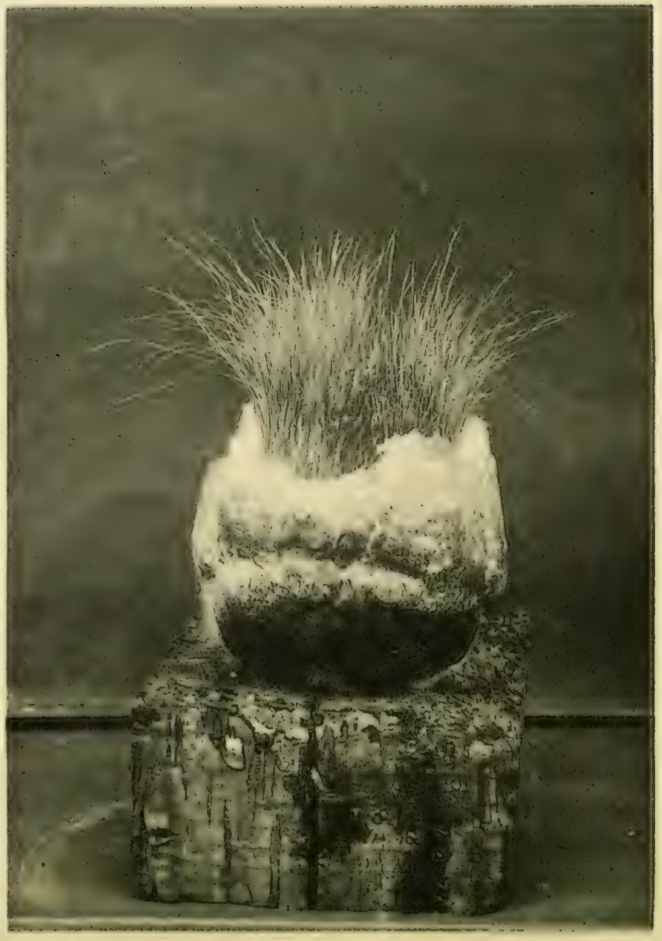


FIG. 5. — Divergence ordinaire.

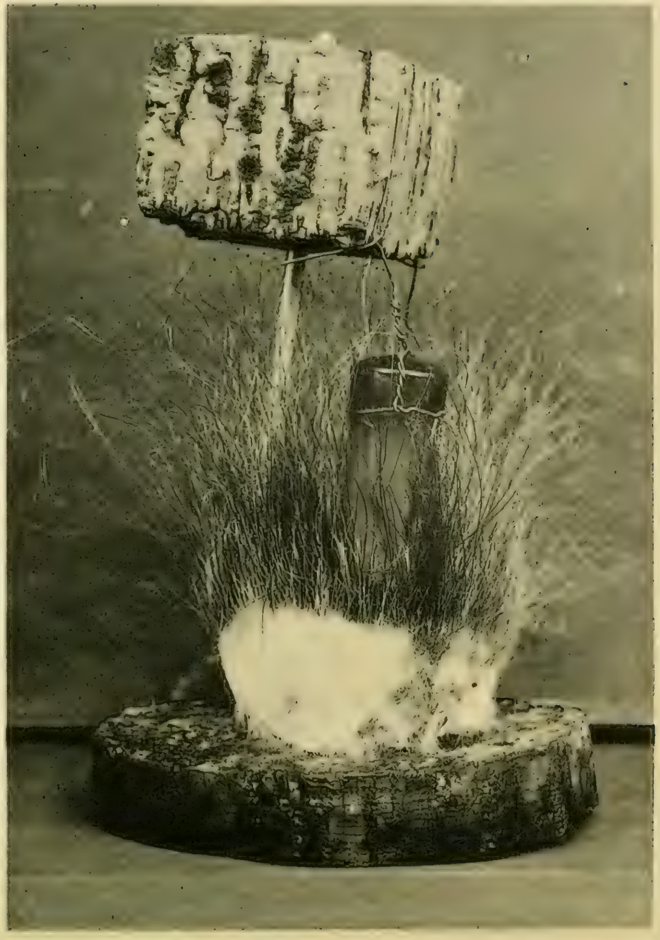


FIG. 6. — Agate.

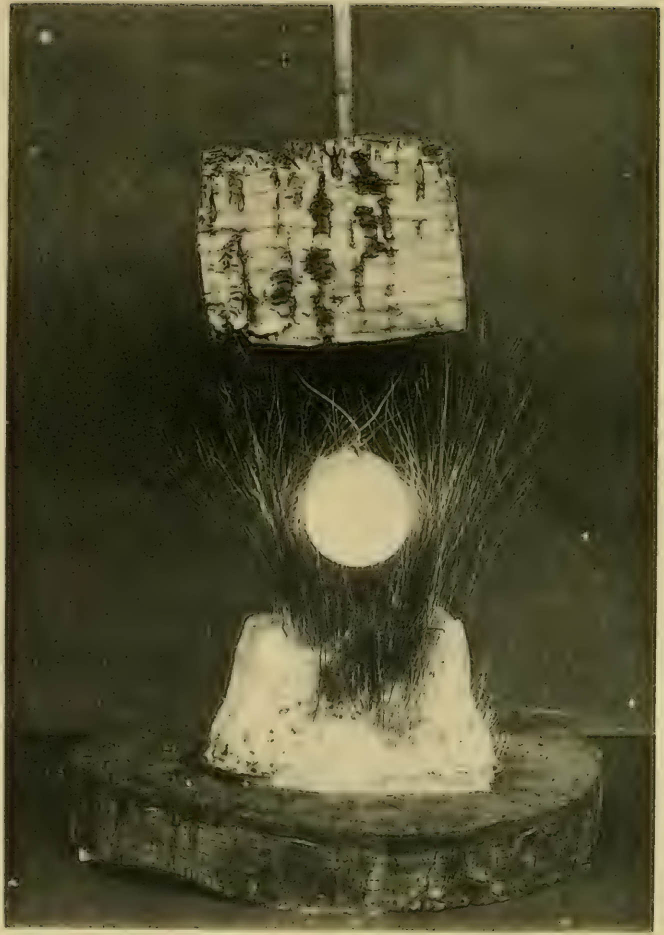


FIG. 7. — Vase poreux.

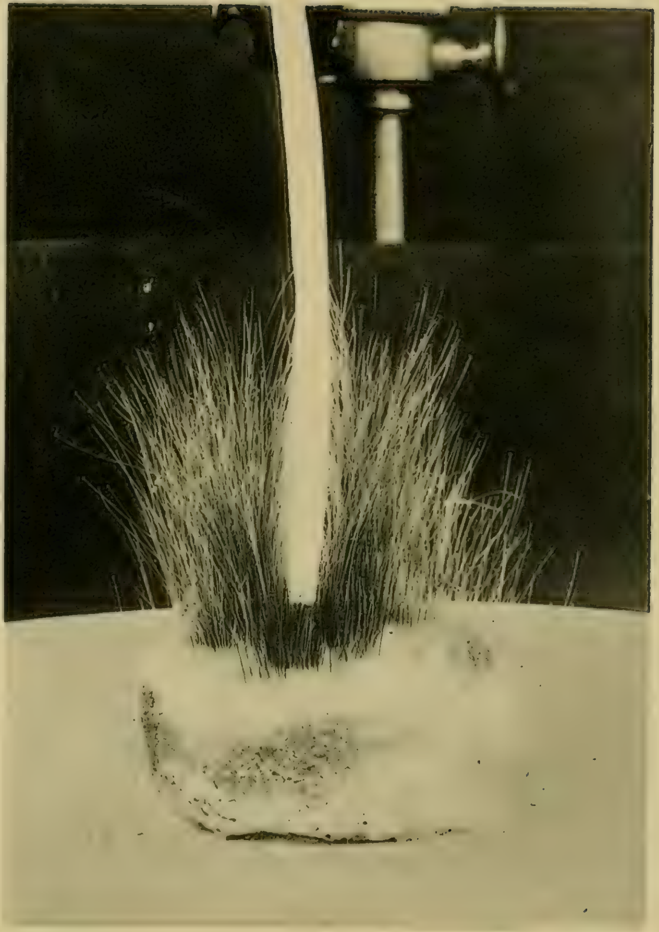


FIG. 8. — Lame de kaolin.

PLANCHE III

Fig. 9. — **Godet de porcelaine.** — Culture exposée pendant un jour trois quarts à l'action d'un godet de porcelaine vide. Température : 11-13° environ. Attraction nulle, mais quelques filaments sont inclinés au-dessus du pot par suite de la répulsion unilatérale de leurs voisins (voy. p. 63). — 16 mars 1891.

Fig. 10. — **Godet avec eau distillée.** — Culture exposée pendant un jour trois quarts à l'action d'un godet de porcelaine pareil à celui de l'expérience précédente, mais rempli d'eau distillée. Température : 11-13° environ. Attraction nulle; par suite de la présence de l'eau distillée, l'obliquité visible sur la figure 9 n'existe pas ici : les filaments autour du pot ont poussé bien droit. — 16 mars 1891.

Fig. 11. — **Godet avec acide sulfurique à 50 °/o.** — Culture exposée pendant deux jours. Température : 12-14° environ. Attraction très forte. — 11 mars 1891.

Fig. 12. — **Godet avec acide sulfurique pur.** — Culture exposée pendant deux jours. Température : 12-14° environ. Attraction bien moindre que dans le cas précédent. — 11 mars 1891.

PLANCHE III. — FIGURES 9 à 12.

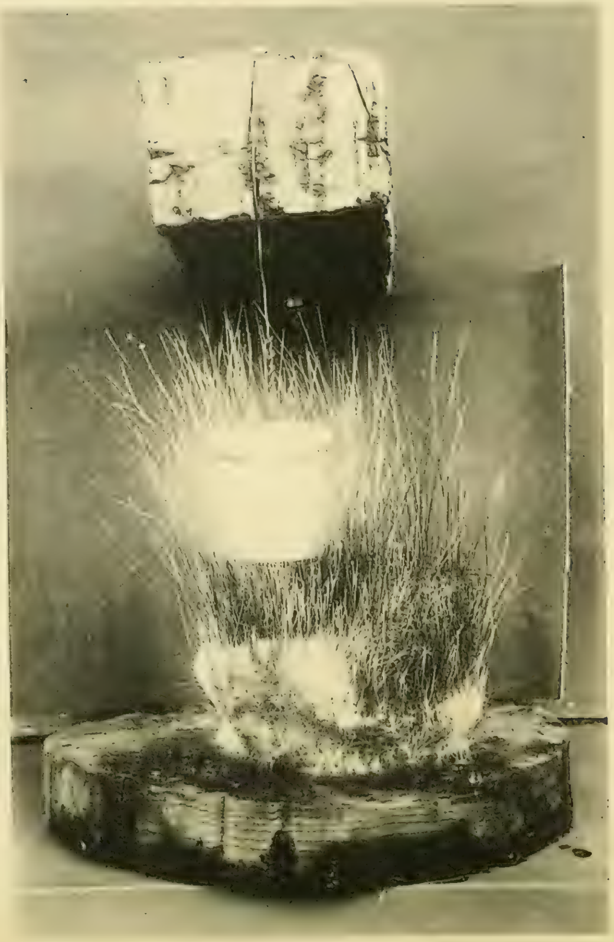


FIG. 9. — Godet vide.

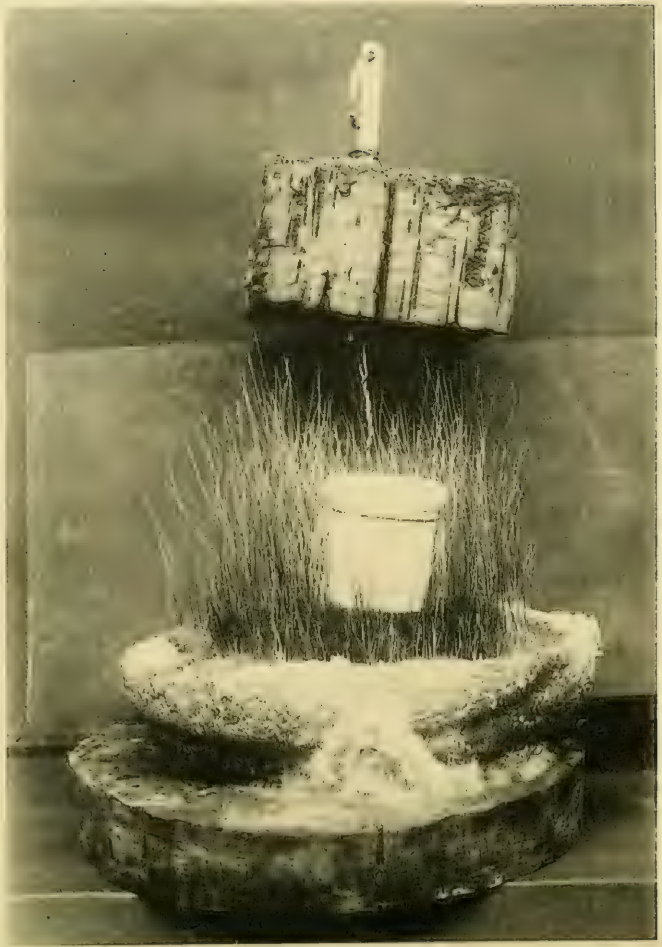


FIG. 10. — Godet avec eau distillée.

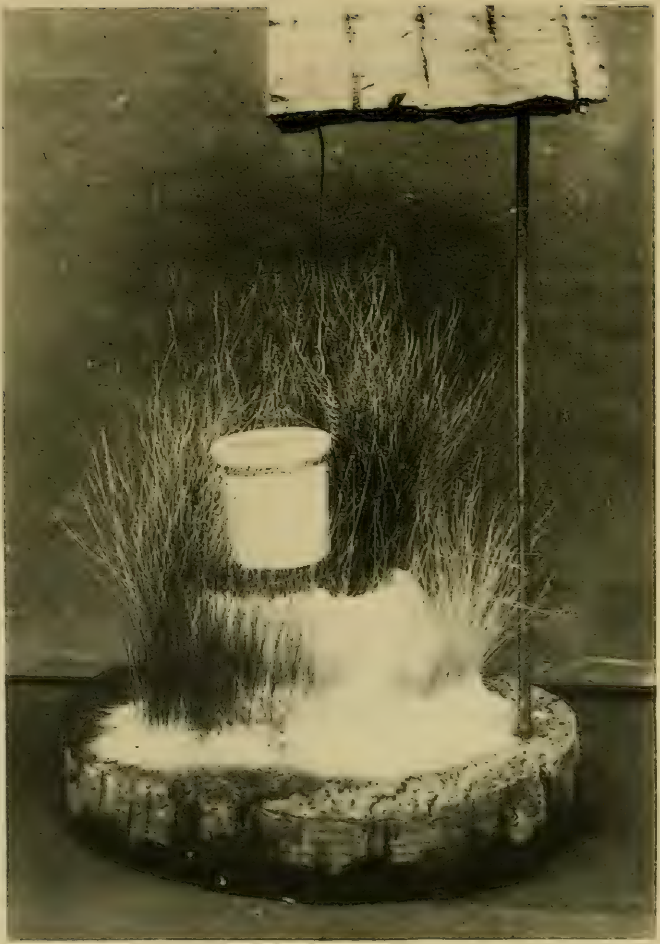


FIG. 11. — Godet avec acide sulfurique à 50 %.

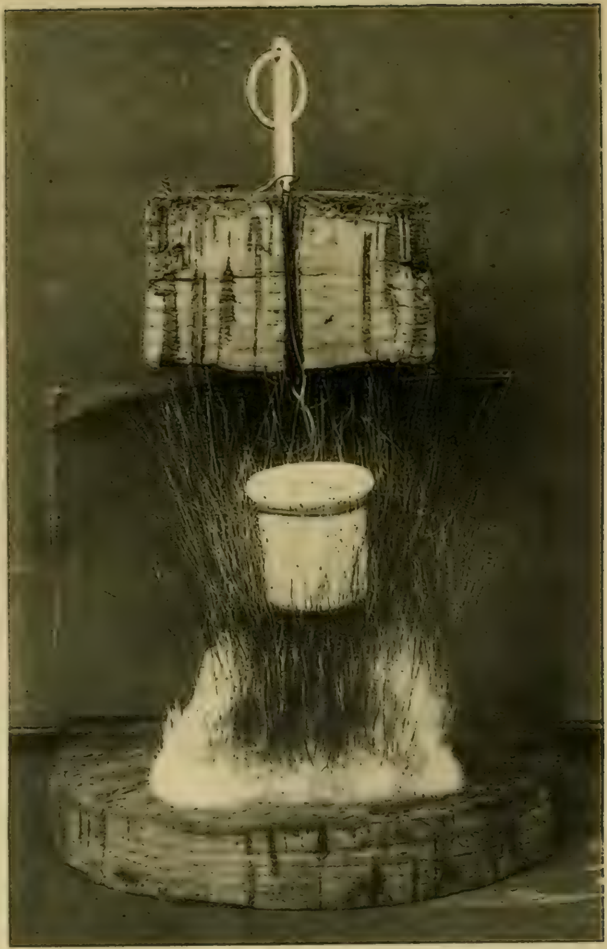


FIG. 12. — Godet avec acide sulfurique pur.

PLANCHE IV

FIG. 13. — **Godet avec sulfate de cuivre anhydre**. — Culture exposée pendant trois jours trois quarts. Température : 12-15°. Le sel a bleui et augmenté beaucoup de volume, en absorbant l'humidité. Attraction énergique. Il faut regarder la photographie à la loupe pour se rendre compte de l'inflexion générale des filaments vers le sulfate de cuivre. — 11 mars 1891.

FIG. 14. — **Pierre ponce**. — Culture exposée pendant trois jours. Température : 14° environ. Attraction excessivement énergique. De toutes parts, les filaments convergent vers la pierre ponce et des courbures très marquées s'observent jusqu'à une distance de 2 centimètres environ de la pierre ponce. — 16 mars 1891.

FIG. 15. — **Savon de Marseille** dans l'air assez sec. — Culture exposée pendant deux jours. Répulsion nette. — 17 mars 1891.

FIG. 16. — **Savon de Marseille** dans l'air humide. — Le savon provient du même morceau que celui de l'expérience précédente. Culture exposée pendant deux jours. Attraction modérée, mais nette. — 17 mars 1891.

PLANCHE IV. — FIGURES 13 à 16.

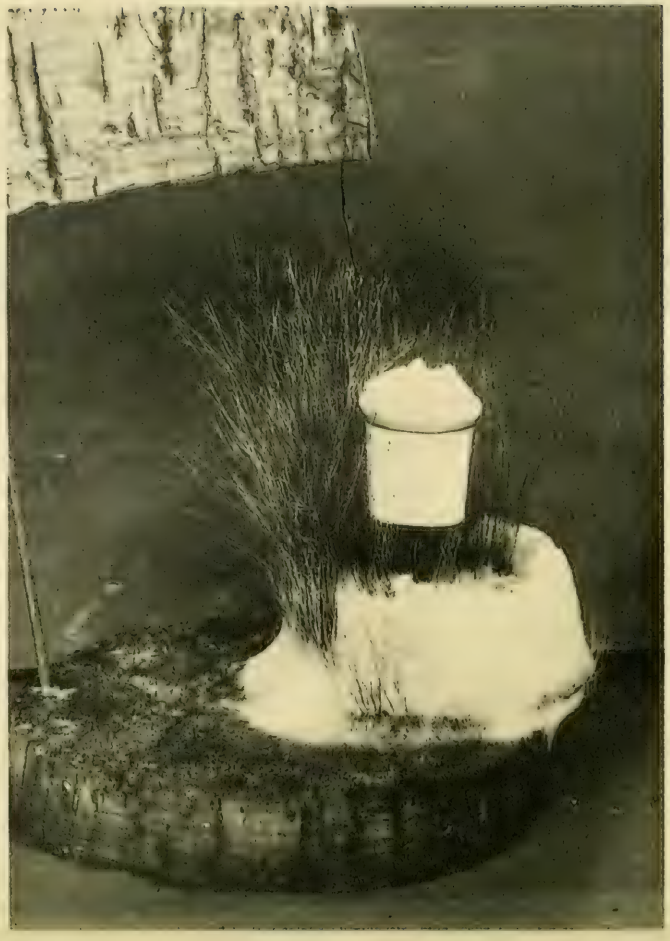


FIG. 13. — Godet avec sulfate de cuivre.

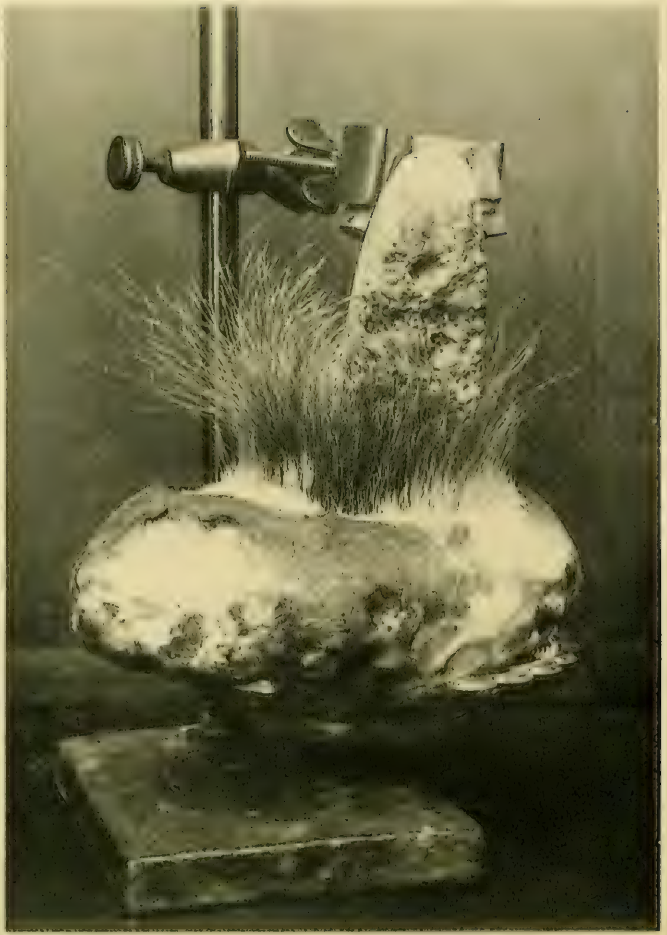


FIG. 14. — Pierre ponce du laboratoire.

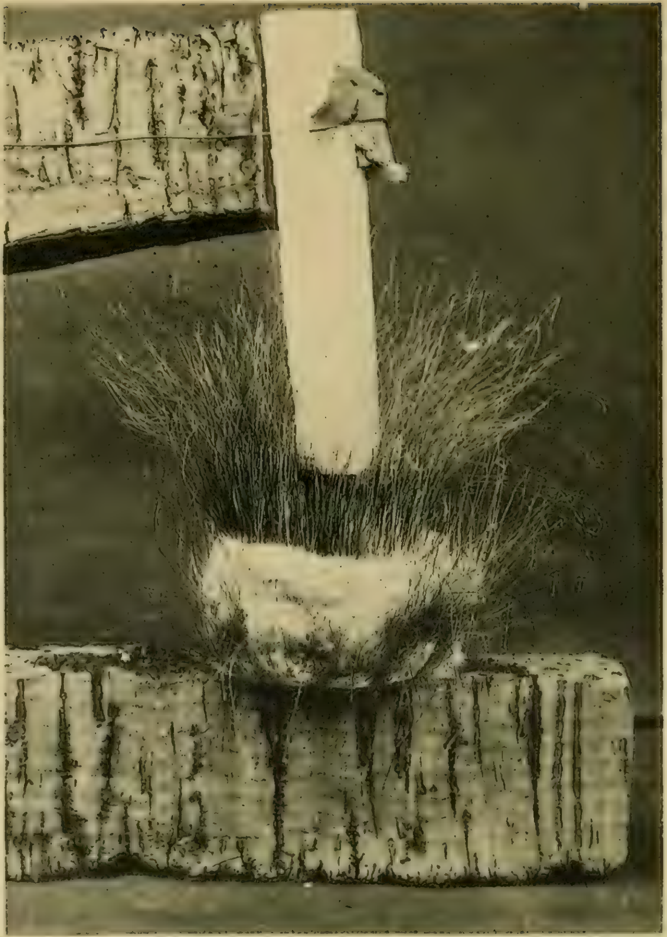


FIG. 15. — Savon de Marseille dans l'air assez sec.

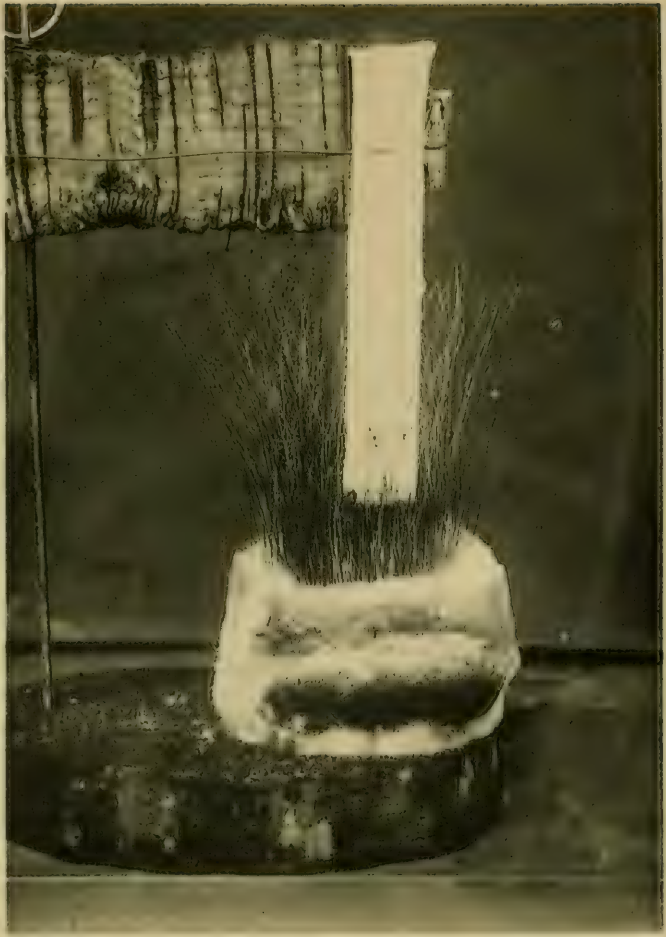


FIG. 16. — Savon de Marseille dans l'air humide.

PLANCHE V

FIG. 17. — **Camphre** pris du milieu d'un gros bloc, sans le toucher avec aucun métal. — Culture exposée pendant vingt-deux heures. Température : 17-19°. Attraction extrêmement nette. Retard très marqué dans la croissance des filaments, diminuant depuis les filaments les plus proches jusqu'aux plus éloignés. On a enlevé les quelques filaments antérieurs et postérieurs qui masquaient un peu l'expérience. — 22 mai 1891.

FIG. 18. — **Thymol.** — Culture exposée pendant vingt-quatre heures. Aucune courbure. Arrêt manifeste de croissance des filaments dans le voisinage du thymol ; ils cessent de s'allonger, mais mûrissent néanmoins leurs sporanges, comme pour le camphre. — 17 mars 1891.

FIG. 19. — **Plâtre humide.** — Culture exposée pendant un jour. Les filaments sont nettement repoussés. — 16 mars 1891.

FIG. 20. — **Caisse de verre.** — Culture exposée pendant vingt-quatre heures. Attraction très nette vers les parois. La caisse était mise sous cloche dans une assiette pleine d'eau. — 11 mars 1891.

PLANCHE V. — FIGURES 17 à 20.

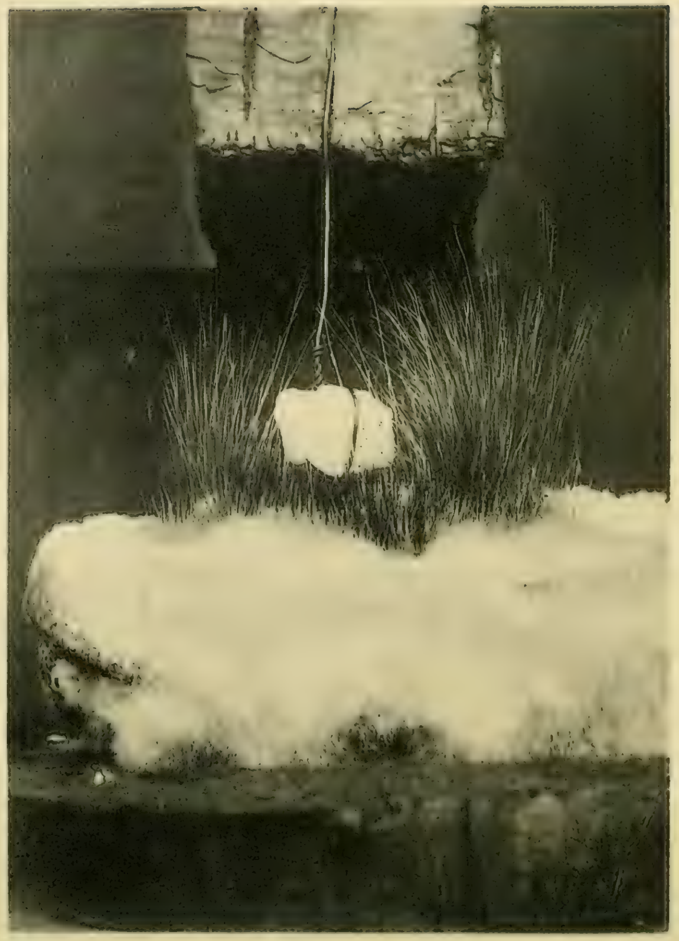


FIG. 17. — Camphre.

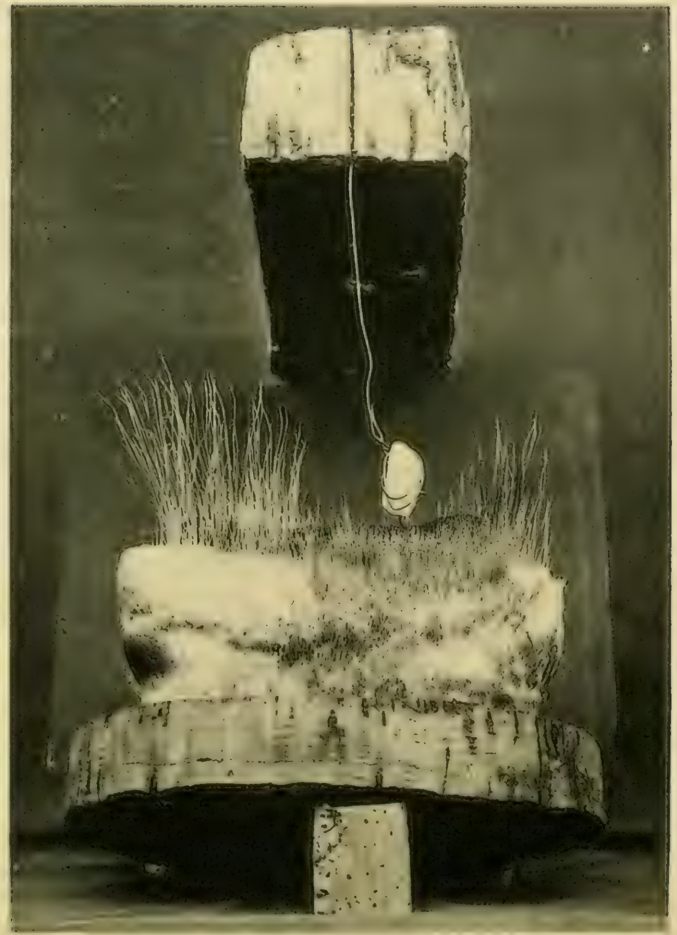


FIG. 18. — Thymol.

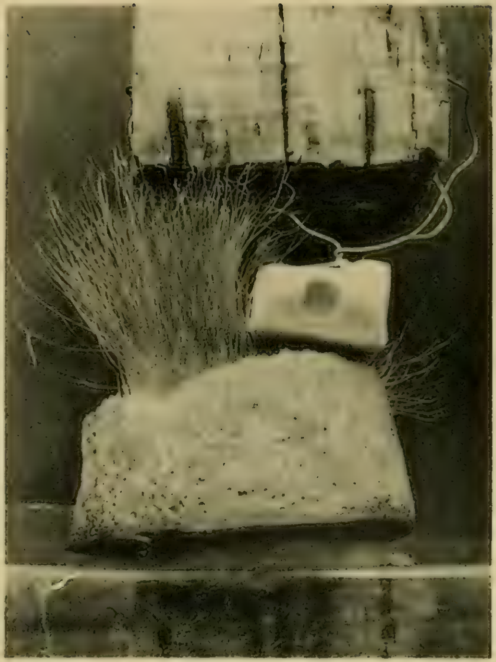


FIG. 19. — Plâtre humide.

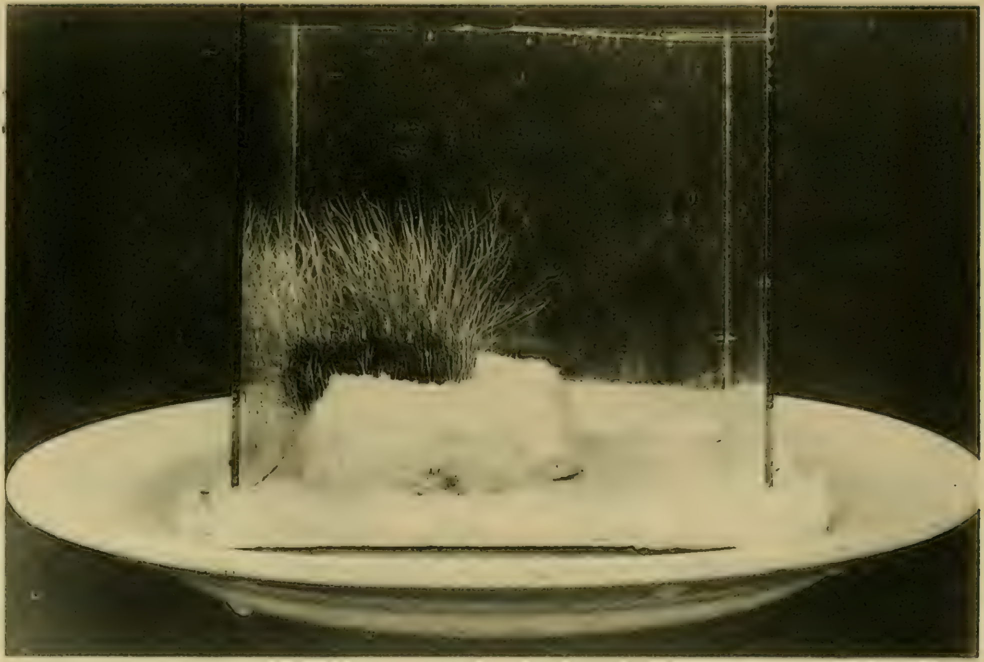


FIG. 20. — Caisse de verre.

NOTE PRÉLIMINAIRE SUR LES FEUILLES

PAR

Léo ERRERA

(Billet cacheté, déposé dans la séance de la Classe des sciences de l'Académie royale de Belgique du 6 mai 1879, et ouvert par la famille après le décès de l'auteur.)

On sait aujourd'hui que la structure de la majorité des fleurs sert à leur assurer la fécondation allogamique. La genèse même des fleurs ne peut se comprendre si l'on n'admet pas qu'elles se sont adaptées par sélection naturelle à ce genre de fécondation.

De même, les particularités d'un grand nombre de fruits se trouvent expliquées par l'avantage d'être disséminés au loin.

Mais on ne connaît pas jusqu'ici le rôle de la forme et de la structure des feuilles. — Pour différentes raisons, je pense que la forme de la plupart d'entre elles s'explique comme étant en relation avec l'*électricité atmosphérique;* on sait que l'électricité exerce une influence salutaire sur la végétation. Cette remarque nous éclaire, par exemple, sur le rôle des dents foliaires, si nous nous rappelons le pouvoir des pointes vis-à-vis de l'électricité.

Il faut du reste tenir compte aussi de la transpiration, de la respiration, de l'assimilation chlorophyllienne et de la protection des grains de chlorophylle, de la récolte de la pluie par les feuilles, etc. : ce sont là autant de fonctions avec lesquelles certaines dispositions des feuilles sont en rapport. Plusieurs plantes grimpantes et les plantes insectivores offrent enfin dans leurs feuilles des adaptations toutes spéciales.

Il est vraisemblable que l'électricité agit en particulier sur les phénomènes chimiques et sur certains phénomènes physiques (osmose) dont les cellules végétales sont le siège.

Quelque chose de tout ceci pourrait bien trouver son application même chez l'homme et chez les autres animaux.

SUR LES EXCITANTS
DE LA
DIVISION CELLULAIRE[1]

PAR

M^lle Maria MALTAUX
Pharmacien

ET

Jean MASSART
Professeur à l'Université de Bruxelles.

SOMMAIRE

Pages.
I. — INTRODUCTION 371
II. — EXPÉRIENCES SUR *CHILOMONAS PARAMAECIUM* 373
  A. — *Description du Flagellate* 373
    a) Structure 373
    b) Natation, fixation, encystement 374
    c) Irritabilité 375
    d) Division 376
  B. — *Procédés de culture* 376
  C. — *Excitants qui modifient la durée de la division* 379
    a) Influence de la température 379
    b) Influence de l'alcool éthylique. 380

---

[1] Ce travail paraît simultanément ici et dans les *Annales de la Société royale des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, 1906.

D. — *Excitants qui provoquent la division cellulaire (Excitants du mérisme)* 382
1. Excitants internes 382
2. Excitants externes 384
a) Échauffement 384
α) Optimum de sensibilité thermique 386
β) Action d'un échauffement lent et graduel 387
γ) Allure de la réaction 388
Corrections que doivent subir les chiffres expérimentaux 389
δ) Influence de l'intensité de l'excitation sur l'intensité de la réaction et sur le temps de latence 394
a. Seuil d'intensité 400
b. Comble d'intensité 401
c. Temps de latence 401
d. Intensité de la réaction 402
ε) Influence du temps d'exposition sur l'intensité de la réaction et sur le temps de réaction. 402
ζ) Influence d'excitations répétées. 405
b) Alcool éthylique 410
α) Allure de la réaction 411
β) Influence de l'intensité de l'excitation sur l'intensité de la réaction et sur le temps de réaction 415
c) Éclairement 415
III. — EXPÉRIENCES SUR TIGES D'*ASPARAGUS OFFICINALIS* 417
IV. — EXPÉRIENCES SUR RACINES D'*ALLIUM CEPA* 419
V. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 420

I. — INTRODUCTION.

Le présent travail avait été commencé en 1899, par Mlle Maltaux, sous la direction de notre regretté professeur Léo Errera. Celui-ci était préoccupé depuis longtemps de l'influence des facteurs externes sur la caryocinèse, et déjà en 1883, il avait récolté des tiges d'*Asparagus* à diverses heures de la journée, pour étudier s'il y avait des différences dans le nombre de cellules en division. Ces matériaux, soigneusement fixés, furent confiés à Mlle Maltaux pour en faire des coupes. Plus tard, elle fit aussi des cultures d'*Allium Cepa* et récolta les racines après avoir exposé les plantes à divers agents. Dans l'entre-temps, une observation accidentelle, faite par M. Massart, vint modifier l'orientation des recherches. Une goutte de liquide, contenant divers Flagellates, étant étudiée au microscope, le soir, à la lumière d'une lampe, montra, après une dizaine de minutes, qu'un nombre très considérable d'individus de l'une des espèces (*Chilomonas Paramaecium*) étaient en voie de division. Voilà donc un organisme chez lequel on peut expérimentalement provoquer la division cellulaire.

Le Flagellate fut aussitôt mis en culture par Mlle Maltaux, et celle-ci fit, sous la direction de M. Massart, une série d'expériences sur les excitants de la division cellulaire de *Chilomonas*.

En juillet 1901, Mlle Maltaux présenta à l'Académie des sciences de Belgique, en réponse à une question mise au concours par l'Académie, un mémoire dans lequel elle résumait ses résultats expérimentaux. Elle obtint une médaille d'argent.

Depuis lors, les occupations professionnelles de Mlle Maltaux ne lui ont plus permis de continuer ses expériences, ni même de reprendre les résultats fournis par ses anciennes observations pour les étudier plus à fond.

Comme nous ne pouvons pas prévoir quand ces recherches pourront être complétées, M. Massart s'est chargé d'examiner et d'interpréter les chiffres obtenus par Mlle Maltaux et de tirer les conclusions de son travail.

Un grand nombre de naturalistes éminents se sont occupés, depuis une trentaine d'années, des changements de structure qui accompagnent la division cellulaire ; aussi les stades qui se succèdent pendant la bipartition ont-ils été étudiés jusque dans leurs derniers détails.

Mais il reste une face de la question qui a été à peine effleurée. Tout phénomène vital peut être envisagé comme un réflexe. Pour qu'une glande sécrète, pour qu'un mouvement s'effectue, pour qu'un organe naisse, pour qu'une croissance s'opère, ... il est nécessaire qu'une excitation appropriée ait amené la réaction. De même une cellule ne peut se diviser que si quelque chose, venant de l'intérieur ou de l'extérieur, est venu provoquer la mise en train des phénomènes de la division. Mais on ne sait rien de la nature de ces excitants.

On connaît un peu les agents externes qui modifient la vitesse de la caryocinèse. Citons seulement les recherches de M. De Wildeman, qui ont démontré que la durée de la division nucléaire varie beaucoup avec la température chez un *Spirogyra*, chez un *Cosmarium* et dans les cellules des poils staminaux de *Tradescantia virginica*. Nous reviendrons sur ces expériences pour les comparer aux nôtres.

II. — EXPÉRIENCES SUR *CHILOMONAS PARAMAECIUM*.

Chilomonas Paramaecium est un Flagellate de la famille des Cryptomonadacées. Il est commun : on le rencontre en très grand nombre dans les fosses à purin et, de plus, il apparaît presque régulièrement dans les infusions végétales faites avec l'eau des étangs et des fossés.

A. — DESCRIPTION DU FLAGELLATE.

a) **Structure.** — Le corps est allongé, aplati latéralement, arrondi aux deux extrémités. Le bout antérieur est coupé obliquement et porte une échancrure dans laquelle s'insèrent les deux fouets.

Contrairement à ce que disent les anciens auteurs et conformément à l'opinion soutenue par M. Dangeard [1] pour les *Cryptomonas*, le fond de l'échancrure ne correspond pas à l'ouverture d'un pharynx. Il n'y a ni bouche, ni pharynx chez ces organismes. L'échancrure du bord antérieur se poursuit un peu sur le bord ventral (voir pl. I, fig. 10 et 11).

L'organe qui ressemble à un pharynx est constitué par une petite masse différenciée de cytoplasme, voisine de l'échancrure et limitée en dedans par une couche de très petits corps perlés qui donnent l'illusion d'une membrane continue.

Entre le pseudo-pharynx et le bord dorsal se trouve la vacuole contractile. Dans le tiers postérieur du corps, il y a un gros noyau. Le cytoplasme contient encore généralement en abondance des grains d'amidon, parfois assez gros pour se toucher et se déformer les uns les autres. Entre eux, vers l'axe de la cellule, il y a souvent quelques globules plus réfringents, qui existent aussi chez les *Cryptomonas* et que M. Senn [1] assimile, avec doute, à du paramylon. Ces globules sont liquides, comme le montre l'expérience suivante : On fixe les *Chilomonas* par l'iode dissous dans une solution d'iodure de potassium; puis on décolore l'amidon par la potasse à 10 °/₀. La membrane cellulaire, durcie par l'iode, supporte sans se rompre la pression des grains d'amidon qui gonflent par la potasse; l'amidon déforme alors complètement les globules (comme le montre la fig. 12). Par l'action prolongée de la potasse la membrane éclate; aussitôt les globules reprennent leur forme sphérique.

---

[1] P.-A. DANGEARD, *Recherches sur les Cryptomonadinae et les Euglenae*. (LE BOTANISTE, 1re sér., p. 1, 1889.)

Cette substance est une graisse ne noircissant pas par l'acide osmique; le Soudan III la colore d'abord en jaune, puis en orangé, puis en rouge. Cette réaction s'obtient très bien sur le vivant. Il suffit d'ajouter un peu d'une solution alcoolique de Soudan III à une culture de *Chilomonas;* après quelques heures, ceux-ci, restés vivants, ont les gouttes colorées en rouge; ni le paramylon des Euglénacées, ni la leucosine des Chrysomonadacées, ne se colorent par le Soudan III.

b) **Natation, fixation, encystement.** — La natation se fait à l'aide du battement des deux fouets égaux; pendant la progression, l'organisme tourne autour de son axe. Le plus souvent, après quelque temps de natation en avant, on le voit s'arrêter, puis se jeter brusquement en arrière sans virer; puis il se remet à nager en avant.

Quand ils touchent un corps résistant, ils peuvent s'y fixer; pour cela le fouet inférieur (le plus rapproché du bord ventral) fait une boucle qui s'attache au corps résistant; l'autre fouet continue de battre (voir fig. 11). Plusieurs auteurs ont aussi décrit (Fisch [2]) et figuré (Bütschli[1]), des cystes de *Chilomonas*. Nous n'avons jamais réussi à les obtenir.

---

[1] G. SENN, *Flagellata,* dans ENGLER ET PRANTL : DIE NAT. PFLANZENFAMILIEN, I, 1*a*, p. 169, 1900.

[2] FISCH, *Untersuchungen über einige Flagellaten.* (ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTL. ZOOLOGIE, t. XLII, 1885.)

c) **Irritabilité.** — La sensibilité de ces Flagellates *au contact* ressort du fait qu'ils peuvent se fixer.

Ils sentent aussi *les courants au sein du liquide* et s'orientent avec le bout antérieur vers l'amont.

La *chaleur* les excite également; ils fuient les endroits trop froids et les endroits trop chauds, et s'accumulent dans les zones où la température est un peu supérieure à 23°, quand ils sortent d'une culture faite à 14° (voir plus loin, p. 18).

Ils réagissent aussi vis-à-vis d'un *courant électrique*. M. Verworn[2] avait indiqué que les *Chilomonas* se dirigent vers la cathode; mais M. Pearl[3], dont je puis confirmer les résultats, a montré qu'en réalité les individus ont tous le bout antérieur dirigé vers l'anode.

Les *Chilomonas* sont très sensibles à la *concentration*[4]; ils fuient des solutions dont le pouvoir osmotique est à peine supérieur à celui de leur liquide de culture. Deux tubes capillaires fermés par un bout, dont l'un contient une solution de sucre à 1 %, l'autre à 1 ‰, sont placés chacun dans une goutte de culture de *Chilomonas* suspendue dans une chambre humide; après quelque temps, on les voit pénétrer dans le tube contenant la solution sucrée à 1 ‰ et se disposer en cercle à une certaine distance de l'ouverture du tube contenant la solution à 1 %, c'est-à-dire dans la zone où, par suite de la diffusion de la solution sucrée, la concentration est celle qu'ils recherchent. Beaucoup d'autres corps attirent également les

---

[1] Bütschli, *Protozoa*, dans Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, t. II : *Mastigophora*, pl. XIV, fig. 9, 1883-1887.

[2] Verworn, *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom.* (Pflüger's Archiv, vol. XLV et XLVI, 1889.)

[3] Pearl, *Studies on Electrotaxis.* (Amer. Journal of Physiol., 1900.)

[4] Massart, *Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines* (Archives de biologie, t. IX, p. 560, 1889.)

Chilomonas; qu'il suffise de citer : glycose, asparagine, alcool, sulfate de potassium, chlorure d'ammonium, phosphate de potassium.

d) **Division.** — D'après Fisch (*loc. cit.*) la division s'opère à l'état encysté, ce qui est d'accord avec ce que M. Dangeard (*loc. cit.*) a observé chez les *Cryptomonas*. Pourtant, divers auteurs ont figuré la division à l'état actif (voir Stein [1], Kent [2] et Bütschli, *loc. cit.*, pl. XLV, fig. 90).

C'est toujours à l'état d'activité que nous avons observé les divisions. (Voy. pl. I, fig. 1 à 9). En général, les individus en division continuent à nager; parfois ils se fixent par le fouet inférieur.

Le *Chilomonas* qui a servi à nos expériences est une race physiologique caractérisée par l'extrême sensibilité avec laquelle les cellules répondent à tous les excitants externes capables de provoquer la division cellulaire. Elle provenait d'un fossé à Genck (Campine limbourgeoise), où elle était abondante en novembre 1900. Nous l'avons vainement cherchée de nouveau en beaucoup d'endroits de la Belgique, pendant les années 1904 et 1905.

B. — PROCÉDÉS DE CULTURE.

Pour avoir continuellement des *Chilomonas* à notre disposition, il était indispensable de les cultiver en série :

1° On ensemence d'abord une décoction de tiges de Fèves (300 grammes de tiges de Fèves pour 1 litre d'eau) avec les *Chilomonas Paramaecium* provenant du fossé de Genck. Au bout de huit jours, on obtient une culture contenant beaucoup de *Chilomonas*, ainsi que d'autres Flagellates, des Infusoires, des Bactéries. On a pu conserver cette culture, riche en *Chilomonas*, de décembre 1900 à avril 1901; à ce moment, l'apparition d'un nouvel Infusoire, *Euplotes Patella*, détermina sa perte.

---

[1] STEIN, *Der Organismus der Infusionsthiere*, t. III, pl. XIX, fig. 14 et 18, 1878.

[2] S. KENT, *A Manual of the Infusoria*, pl. XXIV, fig. 52, 1880-1881.

2° A l'aide d'une goutte de la culture précédente, on ensemence un milieu de même composition, mais stérilisé à 115°; en opérant par la méthode des dilutions, on obtient une culture de *Chilomonas* exempte d'Infusoires et d'autres Flagellates, et ne contenant plus que des Bactéries.

3° Dans la décoction de tiges de Fèves, *Chilomonas* se cultive bien, mais ce milieu a l'inconvénient d'être de composition variable et difficile à définir; au point de vue expérimental, il y a avantage à avoir des individus développés dans des conditions identiques de culture.

Après avoir observé le chimiotaxisme de *Chilomonas* pour l'asparagine et la glycose, on compose le milieu suivant :

Eau	1	litre.
Asparagine	5	grammes.
Glycose	5	—
SO_4K_2	1	—
PhO_4K_3	1	—
SO_4Mg	1	—
ClNa	1	—
SO_4Ca	1	—

Le liquide est stérilisé à 115°.

Un tube qui contient 12 centimètres cubes de cette solution reçoit environ 10 *Chilomonas;* après huit jours, la culture est assez abondante et peut servir à l'expérimentation. Une partie des expériences qui suivront sont faites avec des *Chilomonas* cultivés dans ce milieu.

4° Plus tard, on essaya encore différents autres milieux, dont la composition, en ce qui concerne les sels, est identique à celle du précédent; elle en diffère au point de vue de la source d'azote et de carbone.

Chilomonas se développe bien dans :

1° Peptone + glycose + sels;
2° Peptone + saccharose + sels;
3° Asparagine + saccharose + sels;
4° Asparagine + mannite + sels;
5° Asparagine + fécule + sels.

Nous avons gardé, dans chacun d'eux, pour le corps azoté et pour le corps hydrocarboné, les proportions indiquées plus haut. On stérilise toujours à 115°.

Le milieu : peptone + glycose + sels est celui qui convient le mieux à *Chilomonas;* un tube contenant 12 centimètres cubes de cette solution donne après quatre jours une belle culture, dans laquelle tous les organismes ont de fortes réserves d'amidon.

Les milieux suivants ont donné des résultats négatifs :

1° Urée + glycose + sels;
2° Méthylamine + glycose + sels;
3° Asparagine + dextrine + sels.

Le fait que dans un milieu contenant de l'urée *Chilomonas* ne se développe pas, n'est pas en contradiction avec son habitat dans le purin. L'urée n'existe dans ce dernier que momentanément; elle subit la transformation ammoniacale et se transforme en carbonate d'ammonium.

Pour résoudre certaines questions, par exemple l'étude complète de la nutrition chez *Chilomonas*, il eût été avantageux d'avoir des cultures pures. Dans ce but, nous avons fait une série d'essais; en opérant par la méthode des dilutions successives, nous avons réussi à avoir des cultures qui ne contiennent plus qu'une seule des nombreuses Bactéries de la culture primitive; c'est une Bactérie en forme de bâtonnet, qui se conserve par spores en forme de battant de cloche.

Cette Bactérie se développe même dans les cultures de *Chilomonas* qui contiennent 6.5 °/₀ d'alcool, 1 °/₀ de thymol, du Soudan III ajouté à 6.5 °/₀ d'alcool. Plus tard nous avons réussi à éliminer aussi la Bactérie.

La plus grande partie des expériences sont faites avec des cultures de *Chilomonas* ne renfermant plus que la Bactérie indiquée et dans un milieu renfermant :

Eau distillée	1	litre.
Peptone	5	grammes.
Glycose	5	—
SO_4K_2	1	—
PhO_4K_3	1	—
SO_4Mg	1	—
ClNa	1	—
SO_4Ca	1	—

La stérilisation est faite à 115°.

Les cultures sont faites en observant soigneusement toutes les conditions d'asepsie.

C. — EXCITANTS QUI MODIFIENT LA DURÉE DE LA DIVISION.

a) **Influence de la température.** — Ces expériences sont faites avec des cultures de *Chilomonas* dans le milieu : peptone + glycose + sels; elles sont maintenues à une température constante de 14° (réalisée dans une pièce du sous-sol). Au moment de l'expérience, elles sont âgées de quatre jours.

La détermination de la durée de la division à 14° a été faite dans la cave où la culture s'était développée.

Pour 17°, on amène la culture à 17° en la laissant suffisamment longtemps dans une pièce marquant cette température. Les autres températures ont été obtenues à l'aide de la « platine chauffante de Stricker » dont on a vérifié, à l'aide de paraffines fusibles (voir plus loin, p. 18), les indications thermométriques.

La durée de la division exprime le temps qui s'écoule à partir du moment où le *Chilomonas* a quatre cils (fig. 2, pl. 1) jusqu'au moment où il y a séparation des deux individus (fig. 9, pl. 1). Le tableau suivant résume les moyennes d'un grand nombre d'observations :

Tableau I.

TEMPÉRATURE.	DURÉE DE LA DIVISION.
14 degrés.	33 minutes
17 —	25 —
19 —	22 — 35 secondes.
20 —	17 — 15 —
22 —	15 —
24 —	13 — 55 —
26 —	12 —
28 —	8 — 30 —
30 —	6 — 15 —
35 —	5 —

b) **Influence de l'alcool éthylique.** — Notre *Chilomonas* supporte sans aucun inconvénient l'addition de beaucoup de matières qui sont généralement nuisibles aux cellules vivantes, par exemple le thymol (jusque 1 °/₀), l'alcool (jusque 6.5 °/₀), et même l'alcool dans lequel est dissous 1 °/₀ de Soudan III.

Nous avons déterminé l'action de l'alcool sur la durée de la division cellulaire.

La culture avait été faite sur le milieu : peptone + glycose + sels, à une température constante de 14°; elle était âgée de quatre jours. Elle est divisée en cinq parties, qui reçoivent respectivement 2 °/₀, 4 °/₀, 5 °/₀, 6 °/₀, 7 °/₀ d'alcool à 98 °/₀. Les observations se font dans une pièce du sous-sol où règne une température constante de 14°.

TABLEAU II.

QUANTITÉ D'ALCOOL À 98°.	DURÉE DE LA DIVISION.
0 %	33 minutes.
2 —	28 —
4 —	22 —
5 —	17 —
6 —	15 —
7 —	15 —

Les tableaux I et II sont aussi présentés sous la forme graphique dans le diagramme 1 de la planche 2.

Les deux séries d'expériences conduisent aux mêmes conclusions :

La chaleur, de même que l'alcool, accélère la division de *Chilomonas*. L'action est d'autant plus intense que la température est plus élevée ou que la concentration de l'alcool est plus forte ; la durée de la division est le plus courte au moment où, sous l'influence de l'excitant employé, les *Chilomonas* sont sur le point de succomber, c'est-à-dire à la température de 35°, ou en présence de 7 % d'alcool.

Il n'y a donc pas d'*optimum* pour ce phénomène d'excitation. Les données obtenues par M. De Wildeman concordent en partie avec les nôtres : chez *Spirogyra*, il y a un optimum net vers 12°, et chez *Cosmarium* vers 24°; mais chez les cellules des poils staminaux de *Tradescantia virginica*, la durée de la division est d'autant plus réduite que la température est plus élevée.

D. — EXCITANTS QUI PROVOQUENT LA DIVISION.

L'observation faite fortuitement de *Chilomonas* qui se divisent en grand nombre pendant qu'on les examine au microscope, à la lumière d'une lampe, indique que des agents externes peuvent déterminer les cellules de ce Flagellate à se mettre en division. Mais avant d'exposer les expériences qui démontrent la réalité de cette supposition, il convient de dire quelques mots des excitants internes de la bipartition.

Dans un travail fait par l'un de nous [1], on propose de désigner par le terme « mérisme » la division cellulaire considérée comme un réflexe non nerveux. Nous emploierons le même mot dans la suite de ce travail.

1. **Excitants internes.**

Lorsque des *Chilomonas* sont cultivés à une température constante, à l'obscurité, dans un liquide dont la composition chimique ne change que lentement et graduellement, ils sont soustraits à toutes les modifications externes qui pourraient constituer pour eux des excitants; mais malgré l'absence de toute excitation venant du dehors, la cellule qui est devenue assez grande et qui est suffisamment remplie d'amidon, de gouttelettes grasses et de protoplasme, trouve en elle-même l'irritant contre lequel elle réagit en effectuant sa bipartition. S'il en était autrement, une culture faite à des conditions constantes de température, de lumière, etc., ne se multiplierait pas. Par analogie avec ce qui se passe chez d'autres organismes à cellules non différenciées, par exemple les Oscillatoriacées, les *Spirogyra*, etc., on peut admettre que toutes les cellules d'une culture se divisent à tour de rôle et qu'il n'en est pas parmi elles qui soient stériles. Il est probable aussi que la cellule qui vient de se multiplier n'est pas immédiatement apte à présenter les phénomènes de la division, mais qu'elle doit attendre jusqu'à ce qu'elle ait de nouveau atteint une taille considérable et qu'elle possède une quantité suffisante de matières de réserve.

---

[1] J. Massart, *Essai de classification des réflexes non nerveux* (Annales de l'Institut Pasteur, août 1901, et Recueil de l'Institut botanique de Bruxelles, t. V.)

Lorsqu'on fait la numération des cellules en voie de division qui se trouvent à un moment donné dans une culture florissante, faite à température constante, on en trouve presque toujours 3 °/o, 4 °/o ou 5 °/o; le plus souvent, il y en a 4 °/o. A la température de 14 à 16°, la division dure environ trente minutes; par conséquent, il faudra vingt-cinq fois trente minutes pour que tous les individus d'une culture aient subi la bipartition et pour que le nombre des cellules soit doublé.

En somme, c'est comme si, à chaque demi-heure, il y avait 4 °/o des cellules qui commençaient à se diviser, pour terminer l'opération vers la fin de la demi-heure, et comme si chacune des deux cellules filles était de nouveau apte à subir le mérisme après une période de croissance et d'assimilation qui dure vingt-quatre demi-heures.

Quelle que soit la température à laquelle la culture ait été faite, le nombre des cellules qui sont simultanément en division est toujours voisin de 4 °/o. Mais à 30°, la division ne dure plus que six minutes; s'il fallait encore vingt-quatre demi-heures pour qu'un *Chilomonas* fût prêt à se diviser de nouveau, on trouverait à peine 1 °/o des cellules en division. Le fait qu'il y en a 4 °/o nous indique donc que la chaleur n'accélère pas seulement les phénomènes de division, mais qu'elle agit, dans la même proportion, sur les phénomènes qui doivent se succéder pour que la cellule soit apte à sentir l'excitant interne qui la force à commencer sa bipartition.

Essayons, en nous basant sur la durée de la division cellulaire aux diverses températures, de nous rendre compte du nombre de cellules qui se mettent en division de cinq en cinq minutes sous l'action des seuls excitants internes.

Par exemple à 16°, la durée de la division étant de trente minutes, il y en a $^{4}/_{6}$ °/o; à 22° (durée : quinze minutes), il y en a $^{8}/_{6}$ °/o; à 27° (durée : dix minutes), il y en a 2 °/o.

Dans le tableau III (pl. 2), nous indiquons approximativement combien il y a de *Chilomonas* qui commencent à se diviser toutes les cinq minutes, à diverses températures. Ces chiffres sont intéressants pour montrer que le nombre des cellules qui se divisent en réponse aux excitants internes dépend de la température. Comme l'alcool diminue également la durée de la division et comme, d'autre part, l'expérience montre que les cultures additionnées d'alcool se multiplient beaucoup plus vite que les autres, à température égale, nous tenons compte aussi de l'alcool, dans ce tableau.

2. Excitants externes.

Les excitants externes que nous avons fait agir sont : l'échauffement, l'alcool éthylique et l'éclairement. Les deux premiers provoquent manifestement la division. Le dernier a fourni des résultats moins nets; il est pourtant probable qu'il agit en sens inverse et qu'il empêche partiellement les *Chilomonas* de se diviser.

a) Échauffement.

Nous venons de voir que la chaleur rend les cellules plus rapidement aptes à réagir vis-à-vis de l'excitant interne du mérisme, c'est-à-dire que la chaleur augmente le « tonus » [1] du Flagellate pour la division cellulaire. Nous savons aussi que la chaleur modifie la durée de la division, en d'autres termes, qu'elle produit une « interférence » [1]. Les expériences suivantes montrent que l'échauffement brusque (et non la chaleur en elle-même) fonctionne comme excitant du mérisme.

Elles sont faites avec des *Chilomonas* cultivés dans le milieu : asparagine + glycose + sels. Les cultures, âgées de 8 jours, ont été maintenues pendant deux heures avant l'expérience à une température de 17°.

Les *Chilomonas* sont portés brusquement de 17° aux températures de 20°, 22°, 24°, 26°. — Ces températures sont obtenues à l'aide de la « platine chauffante de Stricker ». — Afin que la goutte observée soit portée aussi rapidement que possible de 17° aux températures mentionnées, on l'observe entre deux lamelles, qui étaient placées quinze minutes avant l'expérience sur la platine de Stricker, maintenue pendant ce temps à la température voulue.

---

[1] J. Massart, *loc. cit.*

Une goutte de la culture initiale (17°) est fixée par l'iode au moment de la mise en expérience; dès que le nombre des individus en division a sensiblement augmenté, on fixe la goutte mise en observation, puis on compte des deux côtés les *Chilomonas* en division.

Cinq ou six expériences ont été faites pour chacune des températures. Elles ont donné, à 1 ou 2 °/₀ près, des résultats concordants.

TABLEAU IV.

CHILOMONAS PORTÉES DE	ÉCART.	NOMBRE DE CELLULES EN DIVISION		DURÉE de L'EXPÉRIENCE.
		Avant l'échauffement.	Après l'échauffement.	
17 à 20 degrés.	3 degrés	2 °/₀	18 °/₀	50 minutes.
17 à 22 —	5 —	2 —	26 —	15 —
17 à 24 —	7 —	3 —	16 —	20 —
17 à 26 —	9 —	2 —	17 —	15 —

L'expérience paraît concluante : une augmentation brusque de la température du milieu où vit *Chilomonas* détermine une augmentation du nombre de ces Flagellates en division.

Comment expliquer cette augmentation du nombre de *Chilomonas* en division?

Deux hypothèses se présentent :

1° Les températures 20°, 22°, 24° et 26° conviennent mieux à

Chilomonas : ce sont des températures qu'il recherche de préférence à celle de 17°;

2° C'est l'échauffement brusque qui agit comme excitant méragogue [1].

α) Optimum de sensibilité thermique. — Voyons d'abord quel est l'optimum de sensibilité thermique pour *Chilomonas*, c'est-à-dire quelle est la température que les cellules elles-mêmes recherchent lorsqu'elles se déplacent librement dans un liquide.

L'appareil qui nous a servi se compose d'un cadre en ébonite sur lequel sont fixées deux lames en argent; entre celles-ci et la plaque en ébonite est serrée la lame de verre qui doit recevoir la goutte à examiner. Afin d'éviter la dessiccation, la préparation est lutée avec de la paraffine fusible à 74°.

On chauffe avec une veilleuse une des lames d'argent. Ce métal communique rapidement la chaleur au bord de la lame de verre. Comme celle-ci est mauvaise conductrice, il faut environ une heure avant qu'une accumulation nette de *Chilomonas* se fasse en un point de la préparation.

Pour déterminer la température de l'endroit où les *Chilomonas* se rassemblent, nous nous servons de mélanges de paraffine liquide et de paraffine solide, dont le point de fusion a été préalablement déterminé avec un thermomètre contrôlé.

Nos paraffines fondaient à 30°, à 28°, à 25° et à 23°; à l'aide de celles-ci, on trace sur la lamelle de verre une série de raies parallèles, toutes perpendiculaires au bord de la lame de verre qui est en contact avec la plaque d'argent chauffée. Il suffit maintenant de voir quelle est la paraffine qui fond à l'endroit où les *Chilomonas* se réunissent pour constater que ceux-ci recherchent une température voisine de 23° (un peu supérieure à cette dernière).

D'après ces essais, on pourrait supposer que c'est réellement le voisinage de l'optimum qui provoque la mise en division du Flagellate. Mais s'il en était réellement ainsi, nous devrions trouver dans une culture faite et conservée à 23° une plus grande proportion de cellules en division que dans une culture faite à 14°. Or nous savons déjà qu'il n'en est rien. Voici d'ailleurs des expériences précises qui montrent que la température en elle-même n'influence pas le nombre de *Chilomonas* en division.

---

[1] Nous désignons par ce mot, à l'exemple de M. Massart, *La cicatrisation chez les végétaux* (Mém. cour. de l'Acad. roy. de Belgique, t. LVII, 1898), un excitant qui provoque la division cellulaire.

β) Action d'un échauffement lent et graduel. — On se sert d'une culture faite dans le milieu : peptone + glycose + sels à une température constante de 15° : elle est âgée de 4 jours.

Tableau V.

Intervalle qui sépare deux prises successives.	TEMPÉRATURE.	Nombre de *Chilomonas* en division °/₀.
	15°	5
38 minutes.	17°	4
10 —	17°2	5
20 —	17°5	7
35 —	18°	5
20 —	18°25	6
10 —	18°8	6
26 —	19°	3
18 —	19°5	7
8 —	19°75	4
20 —	20°	6
12 —	20°5	6
8 —	20°8	6
18 —	21°	5
10 —	21°5	7
10 —	21°75	6
9 —	22°	6

Nous prenons une dizaine de litres d'eau, qui sont amenés à la température de la culture (15°) au moyen de glace fondante. L'expérience est faite d'abord dans une pièce du sous-sol marquant 18°, puis dans une chambre où règne une température de 22°. Le ballon contenant la culture mise en observation est maintenu dans l'eau; il faut une heure quarante-trois minutes pour que la culture marque 18°; il faut deux heures quarante-neuf minutes pour que la température monte de 18° à 22°.

La culture employée était très florissante et la proportion des cellules en division était en moyenne de 6 °/₀. On voit que l'élévation graduelle de la température jusqu'auprès de l'optimum n'a provoqué aucun effet.

Il faut donc conclure que c'est l'échauffement *brusque* qui provoque le mérisme.

Voyons maintenant si la division cellulaire peut être réellement assimilée aux autres réflexes, c'est-à-dire si elle présente un temps de latence et un temps d'action, et si ensuite la culture revient à son état initial.

γ) ALLURE DE LA RÉACTION. — La culture avait été faite sur le milieu : asparagine + glycose + sels. Elle est âgée de 8 jours. On la maintient à 17° pendant deux heures avant le début de l'expérience.

La platine chauffante de Stricker ne permet d'employer qu'une seule goutte de liquide à la fois. Pour expérimenter sur une plus grande quantité de culture, par exemple 2 ou 3 centimètres cubes, il a fallu recourir à un autre dispositif : on prend un vase en verre mince, d'un litre de capacité, rempli d'eau ; celle-ci est portée à la température de 25° à l'aide d'un bec Bunsen, puis maintenue à cette température pendant toute la durée de l'expérience par une petite veilleuse. On a soin d'agiter de temps en temps, pour répartir également la chaleur dans la masse liquide.

On plonge dans l'eau deux tubes emboîtés en verre très mince, d'une hauteur de 20 centimètres et de diamètres différents : l'un a 40 millimètres, l'autre 36 millimètres; ils sont placés l'un dans l'autre, et dans l'espace annulaire de 2 millimètres qui les sépare on verse la culture de *Chilomonas* soumise à l'observation. Le plus étroit des deux tubes contient de l'eau ayant la température de 25°.

Immédiatement avant de commencer l'expérience, on prélève quelques gouttes de la culture à 17° et l'on y ajoute une goutte de solution d'iode dans l'iodure de potassium : les *Chilomonas* sont instantanément tués et fixés avec leur forme et leur aspect. A condition d'empêcher l'évaporation de l'iode, les Flagellates peuvent ainsi se conserver plusieurs jours, ou même plusieurs semaines, jusqu'à ce qu'on puisse s'occuper de les compter. La numération se fait en se servant d'un oculaire à réseau : de cette façon on est certain de compter tous les individus du champ du microscope et de ne les compter qu'une fois. Dans chaque prise d'échantillon, on compte de mille à quinze cents individus, jusqu'à ce qu'on se soit convaincu d'avoir un nombre qui représente réellement la proportion des cellules en division.

Revenons à l'expérience. Aussitôt après avoir pris un échantillon, le liquide de culture à 17° est versé dans le plus grand des deux tubes. L'échauffement à 25° se produit en une vingtaine de secondes. Puis à intervalles réguliers, de nouveaux échantillons sont prélevés et fixés par l'iode.

Voici les résultats donnés par cette expérience :

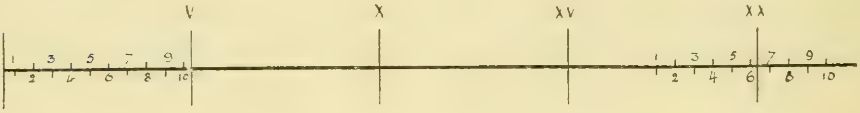
Avant l'échauffement, il y a 3 °/₀ de cellules en division. Puis il y en a, de cinq en cinq minutes, 6 °/₀, 10 °/₀, 17 °/₀, 14 °/₀, 12 °/₀, 8 °/₀. A partir de ce moment, les prises ne sont plus faites que de dix en dix minutes, et l'on trouve successivement 6 °/₀, 2 °/₀, 3 °/₀ et 2 °/₀.

⁂

Il y a donc eu certainement une augmentation notable des cellules en division, sous l'influence d'un échauffement brusque de 17° à 25°. Mais pour analyser davantage le phénomène, il est nécessaire de faire subir quelques corrections aux chiffres bruts fournis par l'expérience.

A la température de 25°, la division cellulaire ne s'accomplit qu'en treize minutes. Il en résulte que les *Chilomonas* en division que nous comptons de cinq en cinq minutes sont en partie des individus qui avaient commencé à se diviser à la prise précédente, et qui ont déjà été comptés. Pour obtenir des chiffres qui représentent exactement la mise en train de la division, il faut donc retrancher de chaque prise les *Chilomonas* qui avaient déjà été comptés antérieurement.

Supposons que nous fassions l'expérience à une température où la division se fait en dix-sept minutes et que dix cellules aient commencé à se diviser en cinq minutes; admettons aussi que ces dix *Chilomonas* se soient mis en division à intervalles égaux. Sur le schéma suivant, le temps est partagé en périodes de cinq minutes (V, X, XV, XX). On voit immédiatement qu'au moment de la première prise (V) les 10 cellules seront comptées; de même aussi, à la deuxième (X) et à la troisième (XV); mais à la quatrième il y a déjà 6 cellules qui sont divisées complètement, et que nous ne retrouvons donc plus, et il en reste 4 que nous compterons encore une fois.



Il faut donc déduire du nombre observé les cellules qui étaient en division lors des prises antérieures et qui ont déjà été comptées. Un raisonnement fort simple, analogue à celui que nous venons de faire pour la durée de dix-sept minutes, permet de déterminer pour chaque durée de division quels sont ces chiffres.

C'est ainsi que sont dressés les tableaux VI *A* et suivants. La rangée horizontale supérieure de nombres indique combien il y avait de cellules en division dans chacune des prises successives. Ces nombres ont entre eux un, deux ou trois traits, suivant que l'intervalle de temps qui les sépare est de cinq, dix ou quinze minutes. Chaque rangée commence par un chiffre, mis en italique, qui indique combien il y avait de *Chilomonas* en division dans la culture avant le commencement de l'expérience. Pour la facilité du calcul, nous admettons arbitrairement que ces cellules viennent de se mettre en division. Cette supposition est probablement inexacte, mais comme ces chiffres sont toujours peu élevés, l'erreur ne vicie pas sensiblement le calcul. Dans les colonnes verticales, on trouve d'abord, de haut en bas, les cellules qui sont restées en division et qui avaient déjà été comptées, et enfin le nombre de celles qui se sont mises en division depuis la dernière prise. C'est ce nombre-ci qui seul nous importe.

Tableau VI *A*

(A 25°, la division se fait en treize minutes.)

3	6	10	17	14	12	8	6	2	3	2
3	*2*	*1*								
	4	4	2							
		5	5	2						
			10	10	5					
				2	2					
					5	3				
						5	2			
							4	2		
								0	3	1
										1

L'intervalle entre les six premières prises est de cinq minutes; entre les six dernières, il est de dix minutes.

Mais on voit tout de suite qu'il y a une nouvelle correction à introduire. Les intervalles entre les prises sont variables, et les nombres placés au bas de chaque colonne verticale représentent donc tantôt combien de Flagellates ont commencé à se diviser depuis cinq minutes, tantôt combien depuis dix minutes, tantôt (par exemple, tableau VII *A*) combien depuis quinze minutes. Si nous laissions ces nombre tels quels, nous aurions une idée exacte du nombre total de *Chilomonas* dont l'excitant a provoqué la division, mais nous ne pourrions en aucune façon nous rendre compte de l'allure du réflexe. Nous devons donc ramener tous les intervalles à cinq minutes, c'est-à-dire que lorsque les intervalles d'observation sont de dix ou de quinze minutes, nous divisons en deux ou en trois lots les résultats fournis par la numération des *Chilomonas*.

Il reste encore une dernière correction à apporter à nos chiffres. La mise en division simultanée d'un grand nombre de cellules trouble fortement la constitution de la culture, puisque brusquement celle-ci se trouve contenir beaucoup de cellules jeunes, non encore aptes à se diviser, ou en tout cas beaucoup moins excitables que les cellules anciennes. Prenons un exemple simple. Supposons que l'observation et le calcul nous montrent que, dans une culture soumise à l'échauffement, il y avait, d'une prise à l'autre, 20 °/₀ de *Chilomonas*, qui se divisent et que ce nombre se répète cinq fois de suite. Conclurons-nous qu'au bout de ces cinq prises, les *Chilomonas* de la culture ont doublé, et que les nombres de 20 °/₀ sont réellement équivalents entre eux ? En aucune façon, et voici pourquoi : après la première observation, 100 des individus primitifs étaient devenus 80 individus non divisés (que nous désignerons par D) et 20 × 2 individus récemment divisés (que nous désignerons par *d*) ; or, il est certain que ces derniers ne sont pas aussi excitables que les premiers, et que ceux que nous trouverons en division lors de la deuxième observation proviendront des individus D et non des *d*. D'autre part, lors de la deuxième prise d'échantillon, nous n'avons examiné que 100 individus, alors que les 100 *Chilomonas* primitifs en étaient devenus 120, c'est-à-dire 80 D et 40 *d* ; il est vraisemblable que nous avons pris proportionnellement autant de D que de *d*, soit 67 D et 33 *d*. C'est donc sur 67 *Chilomonas* (et non sur 100) que portait le nombre de 20 que nous avons observé.

Or, nous avons laissé 80 — 67 = 13 D dans la culture, et ces 13 D se sont sans aucun doute divisés dans les mêmes proportions que les 67 D que nous avons examinés. Donc, puisque sur 67 cellules, il s'en est divisé 20, sur 13 il s'en sera divisé 4, et le total des individus qui sont divisés après à la deuxième prise devient 20 + 4 = 24. Les 100 individus primitifs sont maintenant devenus (20 × 2 = 40 d_1) + (24 × 2 = 48 d_2) + 56 D, soit en tout 144. Un raisonnement analogue montre qu'à la troisième prise le nombre 20 observé équivaut en réalité à 30, c'est-à-dire qu'il y a déjà 74 *Chilomonas* qui sont divisés. A la quatrième prise, non seulement tous les Flagellates primitifs sont divisés, mais déjà 8 des premiers divisés (d_1) ont dû se remettre en division.

Nous choisissons l'exemple ci-dessus expressément pour montrer que lorsque la proportion de cellules qui sont trouvées en division est grande, les chiffres doivent encore subir une addition notable. Dans la réalité, il n'arrive jamais que les *Chilomonas* se divisent longtemps avec une semblable intensité, et les corrections à apporter sont donc moindres; néanmoins elles ont une valeur assez élevée pour n'être pas du tout négligeables.

Dans les tableaux qui sont intercalés dans le texte et qui sont marqués *A*, nous n'avons fait subir aux chiffres observés que la correction relative à la durée de la division. Quant aux corrections qui se rapportent à l'inégalité des intervalles entre ces prises, et aux modifications de la culture par suite de la multiplication cellulaire intense, elles ont été effectuées pour les tableaux (marqués *B*) des planches 2, 3, 4, 5, ainsi que pour les graphiques qui représentent quelques-unes des expériences. Dans ces tableaux, les nombres successifs d'une même rangée horizontale, représentent donc la proportion de *Chilomonas* qui se sont mis en division de cinq en cinq minutes; il est bien entendu que ces chiffres ne sont pas simplement ceux qui ont été observés, mais ceux qui se rapportent à 100 individus, considérés au moment où la réaction débute. Les chiffres qui correspondent à la période réactionnelle ont été imprimés en caractères gras.

On peut se demander s'il n'y a pas encore une nouvelle correction à introduire : pendant la période réactionnelle, ne superposons-nous pas les *Chilomonas* qui se divisent sous l'influence de l'excitant externe, et ceux qui se divisent sous l'action des excitants internes? Peut-être; mais ce n'est pas certain, car il se pourrait fort bien que pendant la période où les cellules réagissent vis-à-vis de l'excitant externe, les excitants internes, beaucoup plus faibles, n'exercent plus aucun effet appréciable. Afin de ne pas introduire dans nos calculs un élément dont la valeur, et même l'existence, sont douteuses, nous avons préféré ne pas tenir compte des excitants internes pendant le temps où la réaction s'accomplit.

⁂

L'examen du tableau VI *B* (pl. 2) montre que la réaction est déjà commencée cinq minutes après que les cellules ont été portées de 17° à 25°; le temps de latence, s'il existe, est donc très court; puis la réaction augmente d'intensité, pour retomber brusquement à zéro après la vingt-cinquième minute. A partir de ce moment, le mérisme ne se poursuit plus que sous l'influence exclusive des excitants internes. Donc, malgré le maintien des cellules à 25°, l'excitation n'a déterminé qu'une réaction unique, et aussitôt après le réflexe, tout est revenu à l'état initial. En somme, le réflexe est tout à fait comparable à la secousse qui se produit dans un muscle lorsqu'on lance un courant électrique dans son nerf moteur : le muscle se contracte brusquement, puis il redevient inerte, quoique le courant continue à traverser le nerf.

δ) INFLUENCE DE L'INTENSITÉ DE L'EXCITATION SUR L'INTENSITÉ DE LA RÉACTION ET SUR LE TEMPS DE RÉACTION. — Les expériences relatées plus haut démontrent que c'est l'échauffement brusque qui agit comme excitant. Il est donc facile de faire varier l'intensité de l'excitation, en changeant la grandeur de l'écart de température. Pourtant disons tout de suite qu'il ne sera pas possible d'établir le rapport entre les diverses excitations, car la graduation de nos thermomètres est purement arbitraire, et un écart de 10° n'équivaut donc pas nécessairement pour les organismes au double d'un écart de 5°.

Nous nous sommes servis d'une culture faite dans le milieu : peptone + glycose + sels, maintenue à une température constante de 14°; elle est âgée de 4 jours. Des portions égales de cette culture ont subi des écarts brusques de température, différents pour chacune d'elles.

Les températures 15°, 16°, 17° ont été obtenues dans une pièce du sous-sol (à température constante de 14°) au moyen d'eau ayant ces températures. On eut soin d'utiliser une grande masse d'eau, afin que la perte de chaleur fût réduite : les températures obtenues restèrent constantes, à $^1/_{10}$ de degré près, pendant toute la durée de l'expérience, qui fut de une heure quarante minutes.

La température de la culture a atteint 15° en quinze secondes.

La température de la culture a atteint 16° en vingt-cinq secondes.

La température de la culture a atteint 17° en trente-trois secondes.

La température de 18°2 a été obtenue avec de l'eau marquant 18°2, dans une chambre conservant cette température pendant la durée de l'expérience.

La température de la culture a atteint 18° en trente secondes.

Les autres températures (19°, 20°, 24°, 28°, 34°) ont été obtenues de la façon suivante : la culture est versée dans des ballons en verre très mince, à fond plat, dans lesquels elle forme une couche ayant à peine 3 ou 4 millimètres d'épaisseur. Les ballons sont alors plongés dans de grandes masses d'eau amenées aux diverses températures.

La température de la culture a atteint 19° en trente-deux secondes.

La température de la culture a atteint 20° en quarante secondes.

La température de la culture a atteint 24° en quarante-cinq secondes.

La température de la culture a atteint 28° en cinquante-trois secondes.

La température de la culture a atteint 34° en soixante-dix secondes.

Les résultats des expériences sont consignés dans le tableau VII *A*, avec les corrections relatives à la durée de division, et dans le tableau VII *B* (pl. 3) avec les autres corrections. Quelques-unes des expériences sont aussi reprises dans le graphique VII.

TABLEAU VII *A*.

ÉCHAUFFEMENT 1° (DE 14° A 15°.)

(La division se fait en trente minutes.)

4	4	4	3	3	4	3	3	3
4	4	2						
	0	0						
		2	2	2				
			1	1	1			
				0	0			
					3	3	3	
						0	0	0
							0	0
								3

ÉCHAUFFEMENT 2° (DE 14° A 16°.)

(La division se fait en vingt-sept minutes.)

4	5	5	3	5	6	23	21	5	2
4	4	2							
	1	1	1						
		2	2	2					
			0	0	0				
				3	3	3	1		
					3	3	3		
						17	17	5	
							0	0	
								0	0
									0

Échauffement 3° (de 14° a 17°).

(La division se fait en vingt-cinq minutes.)

4	5	6	8	17	22	16	8	3
4	4	2						
	1	1	1					
		3	3	1				
			4	4	4			
				12	12	12		
					6	4		
						0	0	
							8	3
								0

Échauffement 4°2 (de 14° a 18°2).

(La division se fait en vingt-trois minutes.)

5	9	12	32	33	18	8	5	3
5	5	5	5					
	4	4	4	2				
		3	3	3	1			
			20	20	8			
				8	8	3		
					1	1		
						4	4	2
							1	1
								0

ÉCHAUFFEMENT 5° (DE 14° A 19°).

(La division se fait en vingt-deux minutes.)

4	16	26	43	18	6	7	5
4	*4*	*4*	*2*				
	12	12	12	5			
		10	10	3			
			19	10			
				0	0		
					6	6	
						1	1
							4

ÉCHAUFFEMENT 6° (DE 14° A 20°).

(La division se fait en dix-sept minutes.)

3	5	16	26	24	14	7	5
3	*5*	*3*	*1*				
	2	2	2				
		11	11	5			
			12	10			
				9	9		
					5	5	
						2	2
							3

Échauffement 10° (de 14° a 24°).

(La division se fait en treize minutes.)

5	8	16	25	13	8	5	3
5	5	2					
	3	3	1				
		11	11				
			13	5			
				8	3		
					5	2	
						3	1
							2

Échauffement 14° (de 14° a 28°).

(La division se fait en huit minutes.)

5	13	25	10	7	6	3
5	2					
	11	7				
		18	7			
			3	0		
				7	0	
					6	0
						3

Échauffement 20° (de 14° a 34°).

(La division se fait en cinq minutes.)

4	4	3	3	4	4	4	3
4	0						
	4	0					
		3	0				
			3	0			
				4	0		
					4	0	
						4	0
							3

On voit tout de suite qu'un échauffement de 1° ne produit rien, qu'un échauffement de 2° provoque une réaction nette, mais faible et tardive, qu'un échauffement de 3° donne une réaction beaucoup plus rapide, que des échauffements de 4°2, 5°, 6°, 10°, 14°, donnent sensiblement les mêmes réactions, enfin qu'un échauffement de 20° ne donne rien. (Voir tableau III, pl. 2.)

Examinons plus en détail ces divers points.

1. *Seuil d'intensité.* — Pour que les *Chilomonas* réagissent par la division cellulaire vis-à-vis d'un échauffement, il faut que l'écart de température atteigne une certaine valeur minimale. Un échauffement de 1° n'a aucun effet, tandis que déjà l'échauffement de 2° est suivi de la mise en division d'environ 17 °/₀ des cellules. C'est donc entre ces deux valeurs qu'est compris le seuil d'excitation. L'existence de ce seuil résultait déjà de l'expérience citée plus haut, dans laquelle on élevait lentement la température de la culture, sans provoquer aucune réaction de la part des *Chilomonas;* car si des différences minimes de température suffisaient à produire un

effet, un échauffement lent et graduel devait amener une augmentation du nombre des Flagellates en division.

2. *Comble d'intensité.* — Dans une note publiée par l'un de nous en 1901 [1], on pose la question de l'existence d'un comble d'intensité. Chez *Chilomonas*, il n'est pas douteux qu'il y a, au-dessus des intensités qui provoquent la mise en division des cellules, des intensités qui, sans nuire le moins du monde au Flagellate, restent néanmoins sans aucun effet sur la division cellulaire : à la température de 34°, les *Chilomonas* continuent à nager d'une façon normale, mais quand on échauffe brusquement la culture de 14° à 34°, le nombre des cellules en division n'augmente pas : il n'est pas supérieur à celui qui résulte des excitations internes (voir p. 383 et tableau III, pl. 2). On serait tenté de croire que peut-être à cette haute température, la division n'est plus possible ou que tout au moins la mise en division ne s'opère plus. Des expériences déjà indiquées plus haut répondent à ces objections : nous avons vu (p. 380 et tableau I) que la division se fait parfaitement et en un temps très court; de plus, l'expérience d'échauffement graduel (voir p. 387) nous a montré que les cellules peuvent commencer à se diviser à 35°. Ceci ressort encore plus clairement d'une expérience qui est relatée plus loin (p. 405, tableau IX *B* et graphique IX, pl. 4). C'est donc bien réellement à cause de sa trop grande intensité que l'échauffement devient inefficace.

3. *Temps de latence.* — Lorsque l'excitation dépasse à peine le seuil d'intensité (échauffement de 2°), la réaction ne débute qu'après une période de cinquante-cinq minutes. Pour un échauffement de 3°, le temps pendant lequel rien ne se manifeste en dehors est encore de trent-cinq minutes. Pour les échauffements compris entre 4°2 et 14°, le temps de latence est très court, le plus souvent inférieur à cinq minutes.

Le temps de latence représente le temps que met l'excitant pour arriver au point sensible de la cellule, et celui pendant lequel la cellule se prépare à opérer sa division. On voit que sa durée dépend de l'intensité de l'échauffement. Seulement nous avons déjà vu que le temps nécessaire pour qu'un *Chilomonas* se prépare à la division diminue à mesure que la température s'élève. Il n'est évidemment pas possible de démêler exactement ce qui revient à chacun des deux facteurs qui agissent simultanément dans nos expériences : échauffement proprement dit fonctionnant comme excitant, et température plus ou moins élevée intervenant d'une façon indirecte. Néanmoins, il est bien certain que le très fort raccourcissement du temps de latence que produit un échauffement de 4°2, comparé à un échauffement de 2°, doit être mis sur le compte de l'action excitante de l'échauffement.

---

[1] J. MASSART, *Essai de classification, etc.*

4. *Intensité de la réaction.* — Celle-ci est proportionnelle au nombre de *Chilomonas* qui se mettent en division. Dans les tableaux VI *B* à X *B* des planches 2 à 5, les nombres en caractères gras comprennent la période réactionnelle; le nombre qui termine chaque ligne horizontale, est le total des cellules qui se sont mises en division sous l'influence de l'excitation. Tous ces nombres expriment la proportion en pour-cent. La comparaison des nombres indique que les excitations faibles ne provoquent qu'une réaction faible, et que les réactions produites par des échauffements de 4°2 à 14° sont beaucoup plus fortes.

Y a-t-il une relation entre la grandeur de l'excitation et celle de la réaction, et la loi de Weber s'applique-t-elle ici? Il est probable que oui, mais comme nous ne possédons pas de commune mesure pour les excitations, il est impossible de répondre à ces questions de façon précise. Toujours est-il qu'on distingue une remarquable concordance entre le temps de latence et le nombre de *Chilomonas* qui répondent à l'excitation.

5. Influence du temps d'exposition sur l'intensité de la réaction et sur le temps de réaction. — Une première série d'expériences avait été faite avec des *Chilomonas* cultivés dans le milieu : asparagène + glycose + sels. La culture était âgée de 6 jours.

La culture est portée, en cinquante-six secondes, de 14° à 26°.

Après une minute de séjour à 26°, une partie de la culture est refroidie rapidement à 14°; après une nouvelle minute de séjour à 26°, une seconde portion de la culture est ramenée à 14°; après une troisième minute, on fait de même pour une troisième partie; après deux nouvelles minutes, le restant de la culture est refroidi à 14°. Le séjour à la température de 26° a donc été pour les quatre portions : une, deux, trois, cinq minutes; en d'autres termes, l'exposition à l'excitant a été de une, deux, trois ou cinq minutes. A chacune des quatre portions maintenant laissées à la température de 14°, on prélève à intervalles réguliers des échantillons dans lesquels on compte les cellules en division.

Les prises n'avaient pas été opérées à des intervalles suffisamment rapprochés, et il est probable que des cellules en division ont pu échapper à l'observation. Les résultats ne sont donc pas tout à fait concluants. Contentons-nous de les résumer brièvement. Les expositions de une et de deux minutes à un échauffement de 12° n'ont produit aucun effet appréciable. Quand l'exposition a duré trois minutes, 24 °/₀ des cellules se sont mises en division; le temps de latence était de cinq minutes. Pour une exposition de cinq minutes, la réaction a intéressé 30 °/₀ des cellules; le temps de latence était de dix à quinze minutes.

⁂

Dans une seconde série d'expériences, nous avons utilisé une culture faite dans le milieu : peptone + glycose + sels, à la température de 14°. Elle était âgée de 4 jours.

La culture a été soumise à un échauffement de 5°; la température de 19° était atteinte en trente secondes. L'expérience fut conduite de la même façon que dans la série précédente : la culture fut divisée en quatre parties, qui furent exposées pendant une, deux, trois ou quatre minutes à l'échauffement de 5°.

Les résultats sont consignés dans le tableau VIII *A* et dans le tableau VIII *B* (planche 3), ainsi que dans le tableau VIII (planche 3).

TABLEAU VIII *B*.

EXPOSITION DE TROIS MINUTES A UN ÉCHAUFFEMENT DE 5°.
(La division se fait en trente-trois minutes.)

7	14	17	24	18	11	7	5
7	7	7					
	7	7	7				
		3	3	3			
			14	14	10		
				1	1	1	
					0	0	
						6	5
							0

EXPOSITON DE QUATRE MINUTES A UN ÉCHAUFFEMENT DE 5°.
(La division se fait en trente-trois minutes.)

7	17	33	28	23	14	12	7
7	7	7					
	10	10	10				
		16	16	16			
			2	2	2		
				6	6	6	
					6	6	6
						0	0
							1

Ces résultats concordent entièrement avec ceux de la série précédente. Les expositions de une et de deux secondes sont trop courtes pour amener une réaction. L'exposition de trois minutes donne un résultat manifeste : 14 °/₀ de cellules se divisent; malheureusement il n'est pas possible d'indiquer d'une manière exacte à quel moment débute la réaction, parce qu'il y a d'abord une légère augmentation; celle-ci ne fait probablement pas partie de la période réactionnelle vraie. L'exposition de quatre minutes agit plus fort : le nombre des cellules qui se divisent est de 31 °/₀.

Les deux séries d'expériences sont donc d'accord pour fixer le seuil d'exposition entre deux et trois minutes pour des échauffements de 5° et de 12°. Y aurait-il aussi un comble d'exposition? Évidemment non, puisque des cellules qui restent exposées à l'excitant pendant un temps indéfini, présentent les réactions d'une façon normale, ainsi que le montrent les expériences où les *Chilomonas* ne sont pas ramenés à la température initiale (tabl. VII *B* pl. 3).

ξ) INFLUENCE D'EXCITATIONS RÉPÉTÉES. — Les expériences précédentes ont démontré que chaque échauffement détermine *une* réaction de la part des *Chilomonas*, et que la culture revient à son état initial dès qu'un certain nombre de cellules se sont divisées. Mais lorsque la culture est ainsi revenue au repos, pourra-t-on par une nouvelle excitation produire une deuxième réaction? La question peut être résolue de deux façons : *a)* prendre des *Chilomonas* à basse température, les exciter par un échauffement approprié, les ramener à la température première, attendre que la réaction soit complètement terminée, puis les exciter par un nouvel échauffement, semblable au premier; ou bien, *b)* laisser les *Chilomonas* à la température élevée, et lorsque la réaction est terminée à cette température, produire un nouvel échauffement.

C'est uniquement la seconde série d'expériences qui a été faite. Voici comment on procédait :

Une culture qui s'est développée à 12°, dans le milieu : peptone + glycose + sels, est versée dans un large ballon à fond plat. Puis le ballon est plongé dans un récipient contenant une grande masse d'eau à 16°. Cette température est maintenue à l'aide d'une veilleuse. A intervalles réguliers, des échantillons sont prélevés. Lorsque la réaction est terminée, c'est-à-dire lorsque la proportion de cellules en division est revenue à celle qui correspond aux excitations internes, on verse dans le récipient de l'eau très chaude, de façon à élever la température de 4°; cette nouvelle température (20°) est également maintenue à l'aide de la veilleuse. Il se produit une seconde réaction. Lorsque celle-ci est finie, on provoque un troisième échauffement, puis un quatrième, un cinquième et un sixième. Dans chacun de ces échauffements successifs, la culture prenait rapidement la température de l'eau ambiante; il ne fallut jamais plus de quarante-cinq secondes.

Ces résultats sont consignés dans le tableau IX *A* et dans le tableau IX *B* (planche 4), ainsi que dans le graphique IX (planche 4).

Tableau IX *A*.

CHILOMONAS PORTÉS DE 12° A 16°.

(La division se fait en vingt-sept minutes.)

2	6	10	18	29	26	14	7	8	5	3
2	*2*	*1*								
	4	4	4							
		5	5	5						
			9	9	9					
				15	15	12				
					2	2	2			
						0	0	0		
							5	5	3	
								3	2	1
									0	0
										2

CHILOMONAS PORTÉS DE 16° A 20°.

(La division se fait en dix-sept minutes.)

4	5	26	21	18	10	5	4
2	*1*						
2	2						
	2	2					
		24	20				
			1	1			
				17	10		
					0	0	
						5	4
							0

CHILOMONAS PORTÉS DE 20° A 24°.

(La division se fait en treize minutes.)

3	4	11	21	12	14	10	4
2	*1*						
1	1						
	2	1					
		10	6				
			15	8			
				4	2		
					12	7	
						3	2
							2

CHILOMONAS PORTÉS DE 24° A 28°.

(La division se fait en huit minutes.)

2	6	14	20	11	3
2	*1*				
0	0				
	5	3			
		11	6		
			14	7	
				4	2
					1

CHILOMONAS PORTÉS DE 28° A 32°.

(La division se fait en six minutes.)

3	7	22	18	7	2
1					
2	1				
	6	1			
		21	4		
			14	2	
				5	1
					1

CHILOMONAS PORTÉS DE 32° A 35°.

(La division se fait en cinq minutes.)

5	14	15	8	
1				
4	0			
	14	0		
		15	0	
			8	0

Les organismes meurent.

La première conclusion à tirer de cette suite d'expériences, c'est que chaque excitation provoque *une* réaction, quel que soit le nombre des réactions déjà effectuées par la culture. Pour autant qu'on peut en juger, les réactions antérieures n'influent pas non plus sur l'intensité d'une réaction nouvelle.

Ceci nous indique qu'après la réaction, la culture revient bien réellement à son état initial.

Au lieu d'employer le terme vague « culture », essayons de préciser : nous disions que chaque excitation provoque la mise en division d'un certain nombre de *Chilomonas*, sans doute ceux qui étaient le mieux préparés à se diviser, c'est-à-dire ceux qui étaient déjà assez anciens (p. 392); les autres, ceux qui ne répondent pas à l'excitant thermique, semblent n'avoir subi aucune modification, puisqu'une nouvelle excitation les trouvera aussi aptes à réagir — mais pas plus aptes — que s'ils n'avaient jamais ressenti un échauffement.

D'une façon générale, le temps de latence diminue dans les expériences successives. Mais cette réduction tient sans doute, en grande partie, à la température de plus en plus élevée à laquelle les expériences sont faites. Pourtant il serait prématuré d'assurer que le raccourcissement du temps de préparation ne tient pas aussi à ce que les excitations sont en réalité différentes : nous avons déjà fait remarquer qu'il n'est pas certain que des écarts de température égaux déterminent des excitations égales.

Un troisième point ressort de ces expériences. C'est que la réaction s'accomplit encore avec son allure habituelle, lorsque les organismes sont amenés à une température mortelle : jusqu'au moment où elles succombent à la chaleur, les cellules ressentent l'excitation et y répondent d'une façon normale.

Enfin, signalons encore le fait que pendant cette suite d'expériences, les cellules qui se trouvaient dans la culture au début s'étaient déjà toutes divisées au bout d'environ deux cents minutes, alors que, à la température de 20°, il faut environ cinq cents minutes pour que le nombre de *Chilomonas* devienne double sous l'influence des excitants internes seuls. A partir de la deux-centième minute, il y a donc dans la culture deux fois autant de Flagellates qu'au début; on voit qu'au bout de la trois-cent quinzième minute, leur nombre est quadruplé ; à la fin de l'expérience, il y a de nouveau plus de la moitié des cellules qui se sont divisées, c'est-à-dire qu'après trois cent quarante minutes, durée totale de l'expérience, il y avait six fois autant de cellules qu'au début.

b) **Alcool éthylique.**

Certains alcools, ainsi que l'éther, exercent une action très nette sur *Chilomonas*. Nous avons examiné, avec quelques détails, l'effet de l'alcool éthylique, et c'est de lui seul qu'il sera question dans la suite. Quant à l'éther à dose très faible, après avoir déterminé un assez grand nombre de divisions cellulaires, il provoque une sorte d'engourdissement de l'organisme, qui se manifeste par la cessation des mouvements, ainsi que par le ralentissement des divisions, qui s'arrêtent bientôt.

Le *Chilomonas* supporte l'alcool dans la proportion de 1 °/₀ à 7 °/₀. Même une dose de 8 °/₀ ne détermine la mort d'un grand nombre de cellules qu'après trois heures d'action.

Nous avons déjà indiqué précédemment que l'alcool réduit notablement la durée de la division (voir p. 381 et le graphique I, de la pl. 1).

α) Allure de la réaction. — L'expérience est faite avec une culture dans le milieu peptone + glycose + sels, maintenue à 14° et âgée de 4 jours.

Nous disposons sept ballons sur une table, dans une cave où règne une température constante de 14°.

Dans le premier, nous mettons $49^{cc}5$ de culture + $0^{cc}5$ d'alcool éthylique.
— second — $49^{cc}0$ — + $1^{cc}0$ —
— troisième — $48^{cc}5$ — + $1^{cc}5$ —

et ainsi de suite, jusqu'au septième, de façon à obtenir des cultures de *Chilomonas* successivement additionnées d'alcool dans la proportion de 1 °/o, 2 °/o, jusque 7 °/o.

Nous prélevons et fixons une certaine quantité de chacune de ces cultures de quinze en quinze minutes pendant deux heures.

Ces résultats sont consignés dans le tableau X *A*, où les chiffres n'ont subi que les corrections relatives à la durée de la division, et dans le tableau X *B* (pl. 5), avec les corrections relatives aux intervalles des prises d'échantillons, et relatives au pourcentage des cellules en division (voir pour ces corrections, p. 391). Quelques expériences sont aussi reprises dans le graphique X, pl. 5.

L'examen du tableau montre tout de suite qu'il y a une grande analogie entre l'action excitante de l'alcool et celle de l'échauffement. Ainsi, chaque excitation provoque une seule réaction, après laquelle la culture revient à son état premier.

Mais il y a aussi des différences entre les deux excitants. L'alcool a une action beaucoup plus énergique. Déjà, avec une dose de 2 °/o, à peine supérieure au seuil, tous les *Chilomonas* se divisent ; avec des doses plus fortes, il arrive même que 48 °/o des cellules, après s'être divisées une première fois en réponse à l'excitation alcoolique, se remettent de nouveau en division sous l'influence de la même excitation.

Tableau X *A*.

Alcool 2 °/o.

(La division se fait en vingt-huit minutes.)

4	9	17	24	32	28	20	17	12	10
4	4								
	5	5							
		12	12						
			12	12					
				20	20				
					8	8			
						12	12		
							5	5	
								7	7
									3

Alcool 3 °/o.

(La division se fait en vingt-cinq minutes.)

4	15	29	48	40	20	12	9	8
4	4							
	11	11						
		18	18					
			30	30				
				10	10			
					10	10		
						2	2	
							7	7
								1

Alcool 4 °/o.

(La division se fait en vingt-deux minutes.)

4	58	54	26	17	14	9	9	12
4	4							
	54	54						
		0	0					
			26	17				
				0	0			
					14	9		
						0	0	
							9	9
								3

Alcool 5 °/o.

(La division se fait en dix-sept minutes.)

4	46	25	18	22	15	7	9	9
4	2							
	44	20						
		5	2					
			16	7				
				15	7			
					8	4		
						3	2	
							7	3
								6

Alcool 6 °/o.
(La division se fait en quinze minutes.)

4	20	15	21	22	19	10	7	7
4	0							
	20	0						
		15	0					
			21	0				
				22	0			
					19	0		
						10	0	
							7	0
								7

Alcool 7 °/o.
(La division se fait en quinze minutes.)

4	10	17	23	21	19	15	8	6
4	0							
	10	0						
		17	0					
			23	0				
				21	0			
					19	0		
						15	0	
							8	0
								6

β) Influence de l'intensité de l'excitation sur l'intensité de la réaction et sur le temps de réaction. — Il y a pour l'alcool, comme pour l'échauffement, une excitation minimale, au-dessous de laquelle aucune réaction ne se produit. Le seuil est compris entre 1 °/₀ et 2 °/₀.

Il n'est pas certain qu'il y ait un comble d'excitation. Tout au moins constate-t-on qu'une dose de 7 °/₀ produit une réaction très vive; mais il aurait fallu essayer l'addition de 8 °/₀ d'alcool, ce qui n'a pas été fait.

L'examen des nombres qui indiquent le total des cellules qui se divisent dans chaque réaction (tableau X *B*, pl. 5) ne montre rien de démonstratif au point de vue d'une relation entre l'intensité de l'excitation et celle de la réaction. Au contraire, quand on compare entre eux le temps qu'il faut pour que 100 °/₀ de cellules se divisent (graphique XI, pl. 5), on remarque que ce temps est le plus court vers 4 °/₀, où il est de quarante-cinq minutes, tandis que pour 2 °/₀, il est de cent minutes, et que pour 7 °/₀, il est de soixante-cinq minutes.

La présence d'un optimum vers 4 °/₀ résulte aussi de l'examen des temps de latence [1]. D'après le nombre de cellules qui sont en division au moment du début de la réaction, on peut approximativement mesurer le temps de latence et construire la courbe inférieure du graphique XI. L'allure de cette ligne est analogue à celle de la courbe supérieure.

c) Éclairement.

Il était intéressant de déterminer si la lumière avait un effet sur la division cellulaire de *Chilomonas*.

Trois séries d'expériences ont été faites. Voici comment nous opérions.

---

[1] Faisons remarquer pourtant que les prises d'échantillons ont été trop espacées pour donner des renseignements précis au sujet des temps de réaction.

On prend une culture de *Chilomonas* faite dans le milieu : asparagine + glycose + sels, âgée de huit jours et maintenue à 17° plusieurs heures avant l'expérience.

On fait douze préparations : chacune est mise dans une boîte, six d'entr'elles fermées par un couvercle de verre, les six autres par du papier noir. De quinze en quinze minutes, on fixe une préparation de chaque série.

Les expériences ont été répétées avec une culture faite dans le milieu : asparagine + glycose + sels, âgée de huit jours, et tenue à 19° plusieurs heures avant l'expérience. De même avec une culture faite dans le milieu : peptone + glycose + sels, âgée de quatre jours et maintenue à 22°.

Les résultats sont consignés dans le tableau XII.

NOMBRE DE *CHILOMONAS* EN DIVISION %.

Lumière 17°.	Obscurité 17°.	Lumière 19°.	Obscurité 19°.	Lumière 22°.	Obscurité 22°.
4	6	5	5	6	6
4	10	8	7	7	9
5	10	6	9	7	10
4	8	4	9	6	7
3	7	5	5	7	7

Ces expériences semblent indiquer qu'il y a une légère diminution du nombre de *Chilomonas* en division quand la culture est exposée à la lumière ; celle-ci provoquerait donc une faible excitation inhibitoire.

III. — EXPÉRIENCES SUR TIGES D'*ASPARAGUS OFFICINALIS*.

Les recherches ont été faites sur de jeunes pousses encore tout à fait blanches, c'est-à-dire recueillies avant qu'elles fussent sorties de terre. Elles avaient été récoltées, le 28 juin 1883, par M. Léo Errera, à différents moments de la journée :

1° A minuit (par un temps frais succédant à une journée médiocre), la température du sol étant 15°.

2° A 6 heures du matin (beau temps, il n'a pas plu la nuit), la température du sol étant 16°.

3° A midi (beau temps chaud, pas de pluie), la température du sol étant 26°5.

4° A 6 heures du soir (beau temps, pas de pluie de toute la journée), la température du sol étant 23°.

La fixation avait été faite immédiatement au moyen d'alcool absolu.

Après inclusion dans la paraffine, nous faisons des coupes de 9 μ en série ; comme colorant, nous employons le carmalun. Les coupes sont ensuite montées au baume.

Ces jeunes pousses d'*Asparagus*, dans les conditions où elles ont été recueillies, ont surtout été soumises aux variations de température que le sol a subies dans le courant de la journée.

Nous avons étudié deux spécimens pour chacune des températures auxquelles la récolte a été faite.

L'observation minutieuse de chacune de ces pièces au point de vue de la répartition des noyaux en voie de caryocinèse, nous permet de construire le tableau ci-après.

« Très rare » signifie qu'on a observé de un à cinq noyaux en caryocinèse dans le tissu considéré (par coupe de 9 μ d'épaisseur).

« Rare » signifie qu'on a observé de quinze à vingt noyaux en caryocinèse dans le tissu considéré (par coupe de 9 μ d'épaisseur).

	TEMPÉRATURE ET HEURE			
	15° (minuit)	16° (6 h. matin)	23° (6 h. soir)	26°5 (midi)
Méristème	très rares	très rares	très rares	rien
Sous-méristème . . .	très rares	rien	rien	rien
Périblème	rien	rien	très rares	rien
Parenchyme	caryocinèses nombreuses	très rares	rares	rien
Procambium	rares	très rares	très rares	rien

Dans chacune des coupes, nous avons considéré en particulier les tissus suivants :

1) Méristème ;
2) Sous-méristème, c'est-à-dire ce qui n'est plus du méristème, mais n'est pas encore différencié.
Tissus différenciés :
3) Périblème ;
Plérome :
4) Parenchyme ;
5) Procambium (cordons procambiaux).

Il résulte des ces observations :

Qu'il n'y avait pas du tout de caryocinèses dans le milieu de la journée (température 26°5).

Il y en avait très peu à 6 heures du matin (16°), peu à 6 heures du soir (23°) et un nombre bien plus considérable, notamment dans le parenchyme du plérome, à minuit (15°).

On doit se demander si, dans le cas actuel, les caryocinèses sont favorisées par la basse température de la nuit, ou s'il ne s'agit pas au contraire d'une excitation exercée par les températures élevées de la journée, mais dont l'effet ne se manifesterait que douze heures plus tard.

IV. — EXPÉRIENCES SUR RACINES D'*ALLIUM CEPA*.

Des Oignons (*Allium Cepa*) furent cultivés sur des carafes pleines d'eau, de telle façon que les jeunes racines se développaient dans le liquide.

Les plantes étaient mises dans diverses conditions :

A. A l'obscurité continue, à la température constante de 12° (dans une cave noire) ;

B. A l'obscurité continue, à la température constante de 26° (dans une caisse noire placée dans une chambre thermostatique) ;

C. A l'obscurité continue, à la température constante de 32° (dans une caisse noire placée dans une chambre thermostatique plus chaude) ;

D. A la lumière continue, à 26° (dans une chambre thermostatique éclairée par des becs Auer) ;

E. A la lumière continue à 32° (dans une chambre thermostatique éclairée par des becs Auer) ;

F. A la température constante de 12°, à la lumière variable (dans une cave).

Le nombre et la répartition des noyaux en voie de caryocinèse étaient les mêmes dans toutes les racines, quelles que fussent les conditions de température ou de lumière.

Aucune modification ne se manifeste non plus quand les conditions étaient brusquement changées, par exemple quand des racines développées à l'obscurité à froid étaient portées dans une chambre thermostatique éclairée, ou inversement.

En résumé, ni la lumière ni la température ne semblent agir sur la caryocinèse dans les racines d'*Allium Cepa*, soit pour activer la mise en division, soit pour l'empêcher.

Ajoutons tout de suite qu'à température élevée, les racines croissent plus vite et que, par conséquent, les cellules se divisent davantage ; mais il est probable que la durée de la division est également réduite, de sorte qu'à chaque moment il y a le même nombre de cellules en voie de bipartition.

V. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Quand on élève la température d'une culture de *Chilomonas Paramaecium*, la durée de la division cellulaire diminue notablement. De même, lorsqu'on ajoute de l'alcool à la culture. Il semble qu'il n'y ait pas d'optimum, puisque l'accélération de la division augmente au fur et à mesure que la température s'élève et que la concentration de l'alcool devient plus forte (p. 379).

La chaleur modifie aussi le « tonus » de la cellule de *Chilomonas* : à température élevée, tous les phénoménes qui doivent préparer la cellule à se diviser s'accomplissent beaucoup plus vite (p. 383).

Un échauffement brusque agit comme excitant du mérisme : sous son influence, un grand nombre de cellules se mettent en division (p. 388).

Il existe un seuil d'intensité d'excitation au-dessous duquel l'échauffement ne produit aucune réaction. Ce seuil est compris entre l'échauffement de 1° et celui de 2° (p. 400). Il y a aussi un comble d'excitation, c'est-à-dire une valeur d'échauffement au-dessus de laquelle l'excitation reste inefficace : le comble est compris entre l'échauffement de 14° et celui de 20° (p. 401).

Le temps de latence diminue quand l'excitation augmente (p. 401).

Pour produire un effet, l'échauffement doit agir pendant un certain temps minimum : le seuil d'exposition est compris entre deux et trois minutes (p. 402).

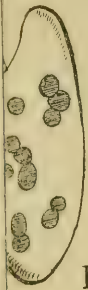
Le temps de latence est plus court pour une exposition de quatre minutes que pour une exposition de trois minutes (p. 404).

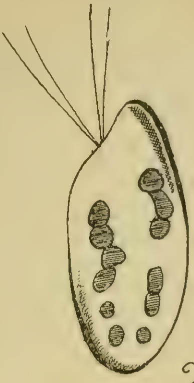
L'intensité de la réaction, représentée par le nombre total de cellules qui se mettent en division sous l'influence d'un échauffement, est plus grande quand l'échauffement est plus fort (p. 402) et quand les cellules y restent exposées plus longtemps (p. 404).

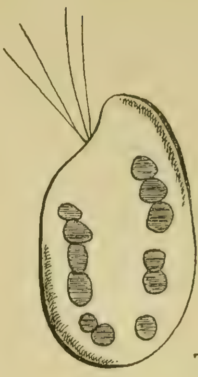
Les expériences précédentes montrent qu'un échauffement suffisant, et agissant assez longtemps, provoque *une* réaction de la part des *Chilomonas*, et qu'immédiatement après la culture revient à son état initial. Quand on chauffe les Flagellates plusieurs fois de suite, chaque excitation détermine une réaction correspondante (p. 405).

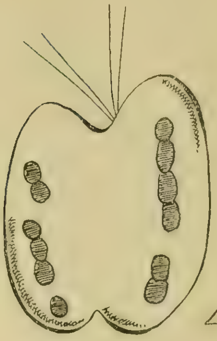
D'une façon générale, l'addition d'alcool donne la même réaction que l'échauffement. Mais le nombre des cellules qui se mettent en division est plus considérable. Ainsi, quand on ajoute à la culture 6 °/₀ d'alcool, toutes les cellules se sont déjà divisées dès la première heure, — et la réaction n'est pas encore épuisée, car il y a 48 °/₀ des cellules qui se divisent une nouvelle fois (p. 410).

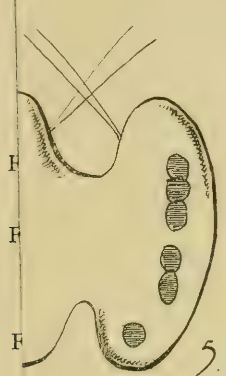
On voit donc que la division cellulaire de *Chilomonas Paramaecium* peut être considérée comme un réflexe non nerveux dont on connaît les principales phases, et dont on peut à volonté faire varier l'intensité.

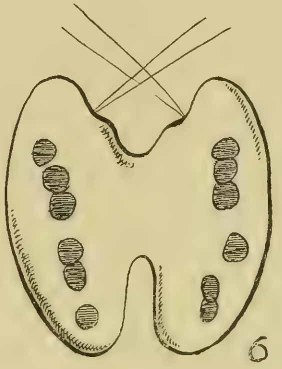

1.

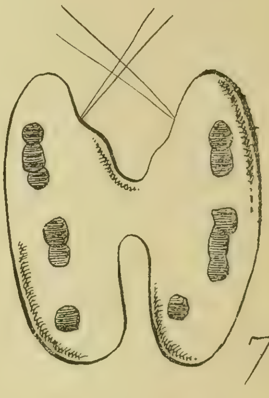

2.

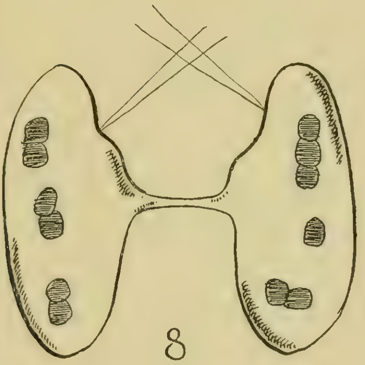

3.

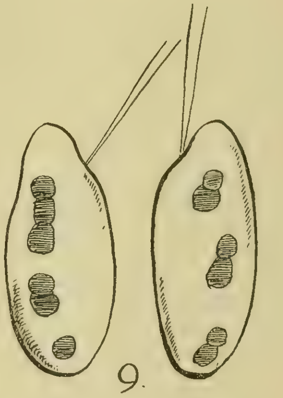

4.

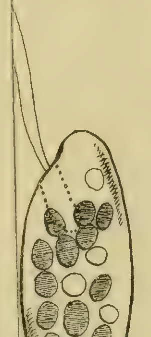

5.

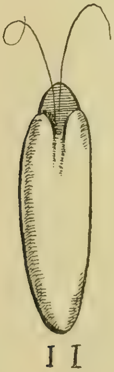

6


7.


8


9.


10


11

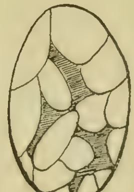
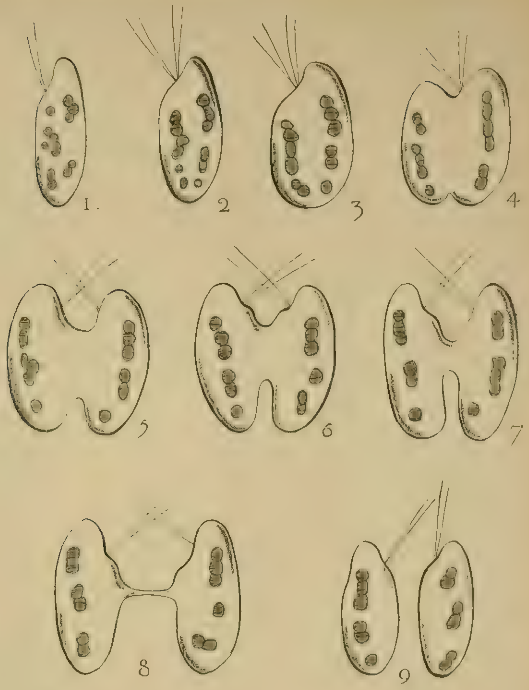

12.

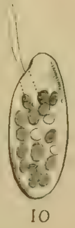
Fig. 1 à 9. — Stades successifs de la division de *Chilomonas Paramaecium* (p. 376).

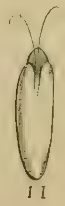
Fig. 10. — *Chilomonas* vu par le côté gauche, avec grains d'amidon et gouttelettes grasses (p. 373).

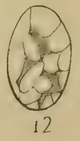
Fig. 11. — Le même vu par le bord ventral.

Fig. 12. — Une cellule traitée par la potasse. Les grains d'amidon ont gonflé et ont déformé les gouttelettes huileuses (p. 374).

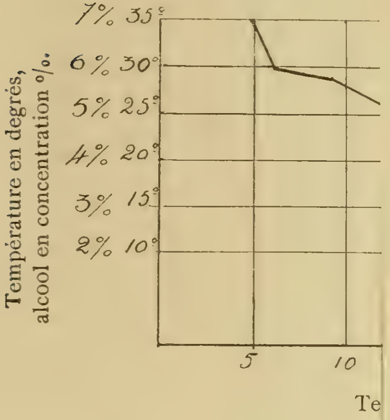








INFLUENCE DE LA TEMPÉRATU
DE LA DIVISION CELLULAI



Pour-cent de cellules qui se mettent en division,
à diverses concentrations d'alc

Alcool 1 °/o	A 16° (durée de la division : 30 minutes).
Alcool 6 °/o	A 22° (durée de la division : 15 minutes).
	A 27° (durée de la division : 10 minutes).
	A 29° (durée de la division : 7 $^1/_2$ minutes
	A 35° (durée de la division : 5 minutes) .

T

ACTION D'UN ÉCHAUFFEMENT BRUSQU

Pour-cent de cellules qui se mettent

Cellules portées de 17° à 25° .	4	5	11	2	6

GRAPHIQUE I.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'ALCOOL ÉTHYLIQUE, SUR LA DURÉE DE LA DIVISION CELLULAIRE DE CHILOMONAS (voir pp. 380 et 381).

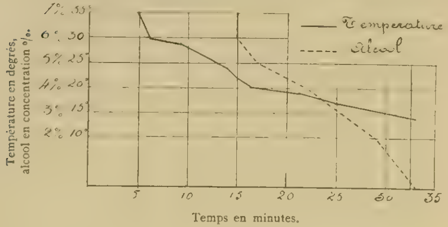


TABLEAU III.

Pour-cent de cellules qui se mettent en division, de cinq en cinq minutes, sous l'influence des excitants internes, à diverses concentrations d'alcool et à diverses températures (voir p. 384).

Alcool 1 %	A 16° (durée de la division : 30 minutes).	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1
Alcool 6 %	A 22° (durée de la division : 15 minutes).	2	1	1	2	1	1	2	2	1	1	1	1
	A 27° (durée de la division : 10 minutes).	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	A 29° (durée de la division : 7 1/2 minutes	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	A 35° (durée de la division : 5 minutes)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4

TABLEAU VI *B*.

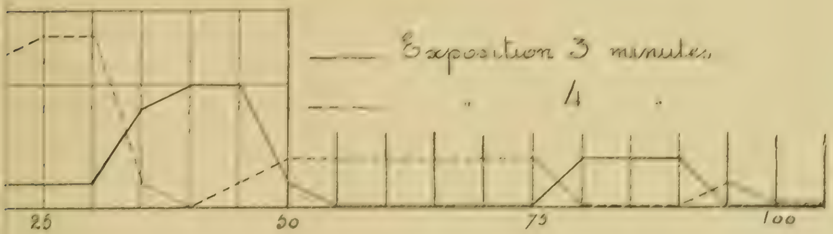
ACTION D'UN ÉCHAUFFEMENT BRUSQUE COMME EXCITANT DU MÉRISME DE CHILOMONAS.

Pour-cent de cellules qui se mettent en division, de cinq en cinq minutes (voir p. 394).

															Total %
Cellules portées de 17° à 25°	4	3	11	2	6	2	2	2	0	0	2	1	0	0	28

GRAPHIQUE VIII.

DU TEMPS D'EXPOSITION SUR LE MÉRISME DE CHILOMONAS (voir p. 402).



Temps en minutes.

TABLEAU VIII *B*.

t de cellules qui se mettent en divison, de cinq en cinq minutes.

																	Total %
1	1	4	3	5	1	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	14
7	7	1	0	1	2	2	2	2	2	2	0	0	0	1	0	0	31

GRAPHIQUE VII.

INFLUENCE DE LA GRANDEUR DE L'ÉCHAUFFEMENT SUR LE MÉRISME DE CHILOMONAS (voir p. 394).

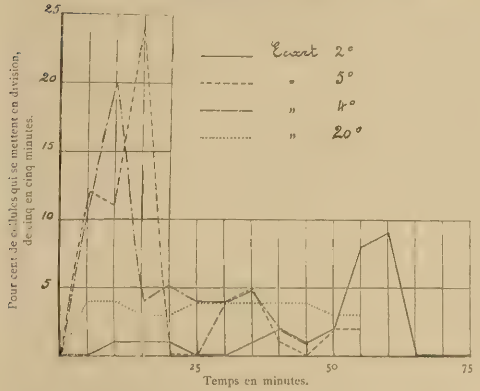


TABLEAU VII *B*.

Pour-cent de cellules qui se mettent en division, de cinq en cinq minutes.

																					Total %
Écart : 1°	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	2					0
Écart : 2°	0	1	1	1	0	0	1	2	1	2	8	9	0	0	0	0	0	0	0	0	17
Écart : 3°	0	1	1	2	2	2	6	6	4	4	0	0	3	2	2	0	0				20
Écart : 4°,2	4	3	21	5	5	1	0	2	2	1	0	0	0								38
Écart : 5°	12	11	24	0	0	4	5	1	0	2	2										56
Écart : 6°	2	11	14	5	5	5	2	1	1	1	2										40
Écart : 10°	3	11	15	5	5	6	2	2	1	1	1										45
Écart : 14°	11	20	4	5	4	4	5	2	1												53
Écart : 20°	1	4	1	3	1	[illegible]	1	1	1	1	1										0

GRAPHIQUE VIII.

INFLUENCE DU TEMPS D'EXPOSITION SUR LE MÉRISME DE CHILOMONAS (voir p. 402).

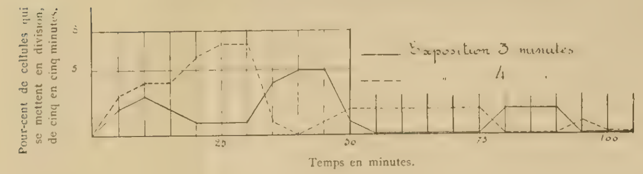
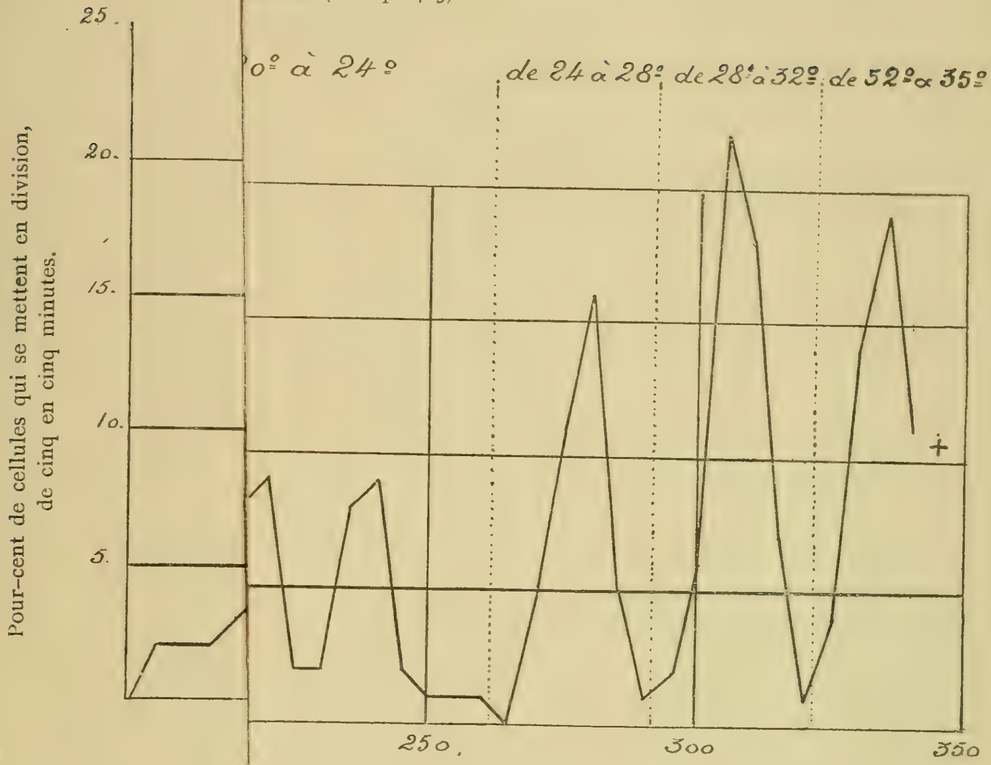


TABLEAU VIII *B*.

Pour-cent de cellules qui se mettent en divison, de cinq en cinq minutes.

																						Total %
Exposition : 3 minutes.	2	3	2	1	1	1	4	5	5	1	0	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	14
Exposition : 4 minutes.	3	4	4	6	7	7	1	0	1	2	2	2	2	2	2	0	0	0	1	0	0	31

MONAS (voir p. 405).



cinq minutes.

					Total °/₀
Ce c	0	0	1	1	26
Ce c					48
Ce d					48
Ce d					37
Ce d					35
Ce d					48

GRAPHIQUE IX.

INFLUENCE D'ÉCHAUFFEMENTS RÉPÉTÉS SUR LE MÉRISME DE CHILOMONAS (voir p. 405).

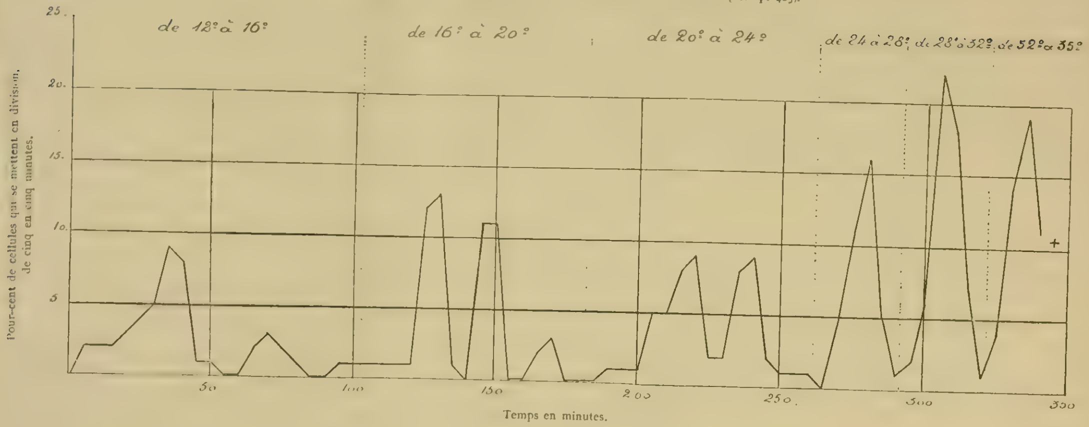


TABLEAU IX *B*.

Pour-cent de cellules qui se mettent en division, de cinq en cinq minutes.

																					Total °/o
Cellules portées de 12° à 16° .	2	2	2	3	4	5	9	8	1	1	0	0	2	3	2	1	0	0	1	1	26
Cellules portées de 16° à 20° .	1	1	1	1	12	13	1	0	11	11	0	0	2	3	0	0					48
Cellules portées de 20° à 24° .	0	1	1	1	5	5	8	9	2	2	8	9	2	1	1	1					48
Cellules portées de 24° à 28° .	0	5	11	16	5	1															37
Cellules portées de 28° à 32° .	2	6	22	18	7	1															55
Cellules portées de 32° à 35° .	4	14	19	11 morts.																	48

A
A
A
A
A
A

GRAPHIQUE X.

ACTION DE L'ALCOOL COMME EXCITANT DU MÉRISME DE CHILOMONAS (voir p. 381).

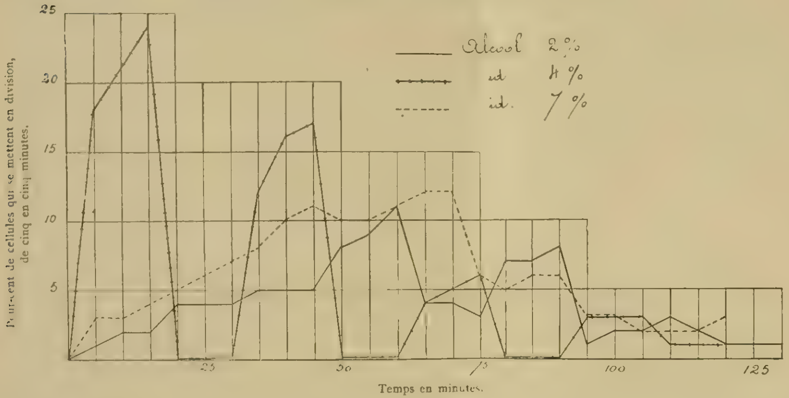


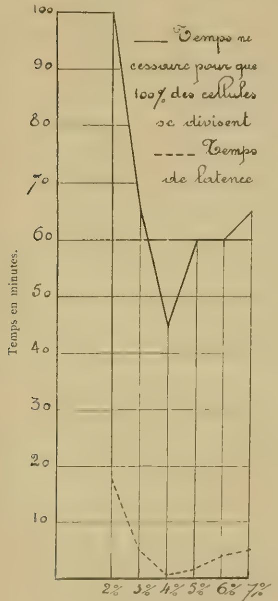
TABLEAU X *B*.

Pour-cent de cellules qui se mettent en division, de cinq en cinq minutes.

																												Total %
Alcool 2 %	1	2	2	4	4	4	5	5	5	8	9	11	4	4	5	7	7	8	1	2	2	3	2	2	1	1	1	98
Alcool 3 %	5	4	4	6	7	8	13	14	15	7	5	6	7	5	3	1	0	1	2	3	2	1	0	0				105
Alcool 4 %	18	21	24	0	0	0	12	16	17	0	0	0	4	5	6	0	0	0	3	3	3	1	1	1				123
Alcool 5 %	14	17	18	2	1	2	7	9	7	8	9	10	3	2	3	1	1	1	2	3	2	2	2	2				104
Alcool 6 %	6	7	8	6	6	7	9	10	11	11	12	15	10	10	10	4	4	4	2	3	3	3	3	2				148
Alcool 7 %	5	5	4	5	6	7	8	10	11	10	10	11	12	12	6	5	6	6	3	3	2	2	2	3				135

GRAPHIQUE XI.

INFLUENCE DE L'ALCOOL SUR LES TEMPS DE RÉACTION (voir p. 415).



Concentration de l'alcool.

ERRATA AU TOME V

Tome V, page 204, ligne 17, *au lieu de :* p. 146, *lisez :* p. 202.

Tome V, pages 206-207. Par suite d'une légère erreur de calcul, le texte, après l'équation :

$$\lambda'_\infty = l'_c + l'_a = 65,3 + 69,7 = 135,0$$

doit être modifié comme suit :

« tandis que λ' à 18° pour $c' = 0,075$, soit 0,15 en équivalents-grammes par litre, est compris (*ibid.*, p. 159) entre 95,9 pour 0,1 équivalent-gramme et 88,9 pour 0,2 équivalent-gramme; on peut prendre sans trop d'erreur la moyenne arithmétique, soit 92,4. D'où :

$$\alpha' = \frac{\lambda'}{\lambda'_\infty} = \frac{92,4}{135} = 0,685.$$

Comme, en outre, pour les sels du type K_2SO_4, $n' = 3$, l'équation (5) donne :

$$i' = 1 + 2\alpha' = 1 + 1,37 = 2,37.$$

Enfin :

$$c' = \frac{ic}{i'} = \frac{0,183}{2,37} = 0,0772 ;$$

c'est-à-dire que la solution de K_2SO_4 de 0,0772 mole par litre est isotonique avec celle de KNO_3 de 0,1 mole par litre. »

New York Botanical Garden Library
3 5185 00280 2997